

Die Putzhandlungen der Hymenopteren

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Manfred Wagner

aus Weiden-Opf.

Januar 1959.

Die Putzhandlungen der Hymenopteren

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von



Manfred Wagner
aus Weiden-Opf.

Januar 1959.

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Werner Jacobs.
2. Berichterstatter: Prof. Dr. Hansjochem Autrum.

Tag der mündlichen Prüfung: 27. Mai 1959.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	5
II. Material und Methode	6
III. Untersuchungen an <i>Formica rufa</i> L.	8
1. Beschreibung der Putzhandlungen	8
A. Arbeiterinnen	8
B. Königinnen	11
C. Männchen	13
2. Analyse der Putzhandlungen	14
A. Auslösende Faktoren	14
B. Stimmende Faktoren	17
C. Faktoren, die den Ablauf der Putzhandlungen bestimmen	18
IV. Vergleichende Untersuchungen	24
1. Beschreibung der Putzhandlungen bei verschiedenen Hymenopterengruppen	24
A. Symphyta — Pflanzenwespen	24
Tenthredinidae	24
Pamphilidae	26
B. Terebrantes — Schlupfwespen	26
Braconidae	26
Ichneumonidae	27
C. Aculeata — Stechwespen	31
Formicidae	31
Sphecidae	31
Pompilidae	32
Vespidae	32
Apidae	33
2. Die Putzhandlungen der Hymenopteren in ihren Beziehungen zu Morphologie, Systematik und Phylogenese	41
V. Zusammenfassung	44
VI. Literatur	46
Lebenslauf	48

Am Schluß der Arbeit 5 Kunstdrucktafeln.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555213_0114

I. Einleitung.

Die meisten Untersuchungen, die unter den Gesichtspunkten der neueren Ethologie durchgeführt wurden, befassen sich mit Vögeln und Fischen. Da aber auch bei der artenreichen Klasse der Insekten die mannigfachsten Verhaltensweisen auftreten, ist es angebracht, daß die Ethologie noch mehr als bisher Insekten zum Gegenstand ihrer Forschungen macht. Besonders empfiehlt sich die Beobachtung und Analyse der Putzhandlungen, da sie von nicht allzu komplexer Struktur sind und verhältnismäßig oft ausgeführt werden.

Verschiedene Autoren haben schon in dieser Richtung gearbeitet; sie behandelten entweder nur das Putzverhalten oder bezogen es wenigstens in ihre Untersuchungen ein: SZYMANSKI (1918) brachte einen Verhaltensvergleich aller Insektenordnungen; WEYRAUCH (1930) untersuchte die Putzhandlungen bei *Forficula*; er legte das Hauptgewicht auf die neurophysiologischen Tatsachen. HOFFMANN (1933) hat in seiner Arbeit über *Blatta orientalis* die Bedeutung der Thigmotaxis herausgestellt; EHRLICH (1943) befaßte sich mit dem Putzen von *Periplaneta americana* und zwar mehr vom tierpsychologischen Standpunkt aus; HASE (1927) untersuchte das Putzverhalten von *Hippobosca equina*. PÖSSINGER (1948) beschrieb die Putzmethoden der Rhynchoten; HEINZ (1949) gab eine Analyse des Putzverhaltens bei *Sarcophaga* und einen vergleichenden Überblick über die Putzhandlungen anderer Dipteren. In seiner Abhandlung „Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken“ brachte JACOBS (1953) auch eine kurze Übersicht über das Putzverhalten einiger Arten; HUBER (1955) untersuchte die Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen bei *Gryllus campestris*.

Bei der Ordnung der Hymenopteren sind bisher nur eine Arbeit von BEEKEN über die Säuberungshandlungen von *Apis mellifica* (1934) und ein Beitrag zur Frage des Pollensammelns (1935) vom gleichen Verfasser erschienen. Da aber gerade diese formenreiche Gruppe ein günstiges Arbeitsfeld bietet, habe ich die Putzhandlungen einer Art genau untersucht und an Vertretern verschiedener Hymenopterenfamilien vergleichende Beobachtungen durchgeführt. Als Hauptobjekt wählte ich *Formica rufa* L.; da die Arbeiterinnen dieser Art an ihren Bauten ohne viel Mühe zu beschaffen sind und gut überwintert werden können, war das Problem, stets genügend Material der gleichen Art zu haben, verhältnismäßig leicht zu lösen. Ferner erlaubt *Formica rufa* infolge ihrer Größe eine eingehende und exakte Beobachtung.

Bei der Untersuchung der Putzhandlungen auslösenden Faktoren ging ich von qualitativen Beobachtungen ähnlicher Art aus wie sie BEEKEN an *Apis* und HEINZ an *Sarcophaga* gemacht haben; darüber hinaus führte ich über einzelne Faktoren quantitative Versuchsreihen durch. Mit Amputationsversuchen wollte ich den Ablauf einer einzelnen Putz-

handlung näher analysieren. Ziel der vergleichenden Untersuchungen war, Unterschiede und Übereinstimmungen herauszustellen und zu zeigen, ob systematisch verwandte Formen auch in ihrem Putzverhalten übereinstimmen. Darüber hinaus ermöglichen sie Aussagen über die Beziehungen zwischen Körperform und Putzverhalten und ein klareres Erfassen gewisser Sonderformen des Putzens wie etwa des Pollensammelns der Apiden.

Zu danken habe ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. JACOBS, München, für seine Leitung und seine Anregungen bei der Vorbereitung und Durchführung meiner Untersuchungen, ferner den Herren, die mir bei der Bestimmung der Tiere behilflich waren: dem Vorstand des Instituts für angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Herrn Prof. Dr. K. GÖSSWALD (einige Formiciden), Herrn Prof. P. Dr. A. HAAS S. J., Pullach, (*Bombus* und *Psithyrus*), Herrn F. W. KETTNER, Hamburg, (Apiden, Pompiliden, einige Spheciden), Herrn K. HEDWIG, Minden/Westfalen, (Ichneumoniden, Braconiden), Herrn L. ZIRNGIEBL, Birkenheide/Pfalz, (Tenthrediniden, Lydiden, Vespiden), Herrn J. WAHIS, Embourg/Belgique, (eine Pompilide) und Herrn Prof. Dr. E. LINDNER, Stuttgart, (ein Dipter).

II. Material und Methode.

Formica rufa bewahrte ich in künstlichen Nestern aus Modellgips auf, die ich nach dem bekannten Verfahren herstellte. (Siehe SCHRÖDER, „Die Insekten Mitteleuropas“ Band II Seite 32). An das Hauptnest schloß ich, je nach der Zahl der aufzubewahrenden Ameisen ein oder zwei Vornester an. Die Tiere gewöhnten sich nach dem Einfüllen rasch an ihre neue Umgebung und entfalteten eine rege Putztätigkeit. Zur Untersuchung von Einzelheiten beobachtete ich auch gelegentlich ein isoliertes Tier in einer Petrischale. Die übrigen Aculeata, die Terebrantes und die Symphyta brachte ich nach dem Einfangen in größere Glasgefäße. Da die Putzhandlungen meist auf Pflanzen sitzend durchgeführt werden, und die Tiere außerdem beim Vorhandensein von Blüten und Pflanzenteilen ein natürlicheres Verhalten zeigen, gab ich einige Blüten in die Gläser. Die Beobachtung erfolgte meist ohne vorherige Reizung durch künstliche Beschmutzungsmittel. In manchen Fällen war es freilich notwendig, diesen Kunstgriff anzuwenden, insbesondere bei putzträgen Arten oder wenn die Wiederholung eines bestimmten Putzvorganges der genaueren Beobachtung wegen wünschenswert erschien. Ich verwandte vor allem Talkum, Mehl, Zuckerlösung oder Wasser; nur ganz selten benutzte ich auch chemische Reizmittel wie 10% ige Essigsäure oder Jod-jodkalium.

Im Protokoll notierte ich bei jeder Art den Fundort. Nach dem Beobachten wurden die getöteten und nummerierten Tiere für die nachträgliche Bestimmung genadelt. Bei der raschen Niederschrift von Putzhandlungen benutzte ich Abkürzungen für die einzelnen Körperteile ähnlich wie HEINZ.

Es bedeutet:

- B₁ = Erstes Beinpaar.
- B₂ = Zweites Beinpaar.
- B₃ = Drittes Beinpaar.
- Fl₁ = Erstes Flügelpaar.
- Fl₂ = Zweites Flügelpaar.
- R = Rüssel.
- Mu = Mundwerkzeuge.
- K = Kopf.
- Fü = Antenne.
- A = Augen
- Th = Thorax
- Ab = Abdomen.
- L = Legeröhre.
- o = Oberseite.
- u = Unterseite.
- s = Seite.
- r = rechts.
- l = links.
- = putzt.
- ; = Schluß des gesamten Putzens.
- , = Schluß einer einzelnen Putzbewegung.

B_{1l} ist also das linke Vorderbein, Fl_{2r} der rechte hintere Flügel. Das + Zeichen wandte ich an, um gleichzeitiges Putzen oder Zusammengehören von zwei nicht deutlich unterscheidbaren Putzbewegungen auszudrücken; in beiden Fällen setzte ich die entsprechenden Formeln in eckige Klammern. Das die Putzbewegung ausführende Organ steht immer an erster, das geputzte an zweiter Stelle. Demnach bedeutet:

$$B_1 \rightarrow \left(B_{2r} + B_{3r} \right) ;$$

beide Vorderbeine säubern das rechte Mittelbein und gleichzeitig das rechte Hinterbein. Verlaufen zwei Putzbewegungen gleichzeitig miteinander, so werden sie untereinander geschrieben und in eckige Klammern gesetzt, z. B.:

$$\left(\begin{array}{l} B_{1r} \rightarrow F_{ür} \\ Mu \rightarrow B_{1l} \end{array} \right) ;$$

Bei den Zahlen über Putzfreudigkeit und Häufigkeit der einzelnen Putzhandlungen summierte ich zunächst die Angaben von mehreren Beobachtungszeiten an verschiedenen Exemplaren und errechnete daraus den Durchschnittswert für die Zeit von 10 Minuten, da kleinere Zahlen den Vergleich wesentlich erleichtern. Die Skizzen zeichnete ich selbst; der Pfeil gibt die Richtung an, in der das putzende oder zu putzende Organ bewegt wird.

III. Untersuchungen an *Formica rufa* L.

Die beobachteten Arbeiterinnen sind nach Prof. Dr. K. GÖSSWALD *Formica rufopratensis major* Gößwald und *Formica rufopratensis minor* Gößwald.

1. Beschreibung der Putzhandlungen.

A. Arbeiterinnen.

a) Die einzelnen Putzhandlungen.

a') Putzen der Antennen.

Das Säubern der Antennen erfolgt durch den bekannten, an den Vorderbeinen sitzenden Putzapparat (Abb. 1 d). Stets reinigt das rechte Bein die rechte, das linke die linke Antenne. Die Ameise senkt den Kopf etwas, das Vorderbein greift nach oben, erfaßt den Fühler mit den Kämmen des Putzapparates und streicht mit festem Druck von seiner Basis zur Spitze (Abb. 2 a). Das Vorderbein ergreift die Antenne nicht unmittelbar an deren Basis, sondern oft ca. ein Drittel der gesamten Fühlerlänge von ihr entfernt; der Antennenschaft wird also vielfach nicht in seiner ganzen Länge, mitunter sogar überhaupt nicht geputzt, sondern die Bewegung setzt erst am Beginn der Fühlergeißel ein. Es kommt auch öfters vor, daß das Vorderbein nach Streichen über ein nur kurzes Antennenstück wieder basalwärts ansetzt und die Streichbewegung wiederholt; das kann mehrere Male hintereinander geschehen; beim letzten Mal aber streicht das Bein stets bis zur Spitze des Fühlers. Das Putzen der Antennen erfolgt in der Regel abwechselnd auf der rechten und linken Seite; nur ganz selten beobachtete ich ein gleichzeitiges Putzen beider Fühler. Die von GOETSCH (1953) beschriebene Form des Antennenputzens durch die Mundwerkzeuge sah ich bei *Formica rufa* nie. Das Putzen einer Antenne durch ein Vorderbein ist ebenso wie das in der Regel damit verbundene Säubern des Vorderbeins der Gegenseite sehr häufig (ca. 30 % aller Putzbewegungen); es kann schon durch äußerst geringfügige Reize hervorgerufen werden und erfolgt meist mit großer Intensität. Das ist verständlich, da die Fühler als Träger wichtiger Geruchs- und Tastorgane für die Ameise von großer biologischer Bedeutung sind.

b') Putzen der Mundwerkzeuge.

Hauptsächlich werden die Mandibeln gesäubert. Das rechte oder linke Vorderbein streicht mit dem Tarsus an deren Außenrand von der Basis zur Spitze (Abb. 2 b). Das Putzen erfolgt wechselweise, nur gelegentlich kommt

$$\left(\begin{array}{l} B_{1l} \rightarrow M_{ul} \\ B_{1r} \rightarrow M_{ur} \end{array} \right)$$

vor. Das Putzen der Mundwerkzeuge durch die Vorderbeine macht ca. 10% der gesamten Putzbewegungen aus.

c') Putzen des Kopfes und der Augen.

Die Ameise senkt den Kopf etwas; dann streichen die Tarsen der Vorderbeine an beiden Kopfseiten von oben nach unten und zwar fast immer nacheinander, nur ganz selten gleichzeitig (Abb. 2 c). Einen vom Säubern des Kopfes getrennten Augenputzvorgang beobachtete ich nicht, doch dient, wie die Streichrichtung und die gesäuberten Partien zeigen, das Putzen des Kopfes in erster Linie dem Reinigen der Facettenaugen.

d') Putzen des Thorax.

Ein Säubern des Thorax konnte ich nicht beobachten.

e') Putzen des Abdomens.

Das Säubern des Abdomens besorgen meist die Mundwerkzeuge. Der ganze Ameisenkörper krümmt sich ventral zusammen; das Abdomen ruht mit dem hintersten Teil seiner Dorsalseite auf der Unterlage. Gleichzeitig werden Kopf und Thorax so weit nach unten geneigt, daß die Mundwerkzeuge das hintere Ende des Abdomens erreichen und putzen können. Das Tier steht dabei im allgemeinen auf allen drei Beinpaaren; die Antennen betasten erragt den Boden (Abb. 2 d). Das Putzen des Abdomens durch die Mundwerkzeuge ist im allgemeinen sehr intensiv und dauert längere Zeit, in der Regel mindestens 30 Sekunden. Ein Abdomenputzen durch die Hinterbeine ist sehr selten: Das linke oder rechte Hinterbein wird gehoben und streicht mit seinem vorderen Teil an der ihm zugewandten Seite des Abdomens; das Tier steht dabei auf allen übrigen 5 Beinen (Abb. 2 e).

f') Putzen der Vorderbeine.

Überaus häufig (etwa 35% aller Putzbewegungen) werden die Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge gesäubert. Ohne daß der Kopf dabei seine Stellung verändert, öffnen sich die Mandibeln, ein Vorderbein wird an die vorgestreckten Maxillen und an das Labium herangebracht und streicht dann an ihnen mit seinem distalen Teil etwa ab der Tibia tarsalwärts. Die eigentliche Säuberung besorgen wohl vor allem die Glossa und die Borstensäume an der rechten und linken Galea. Während dieses Vorgangs sind die Mandibeln wieder geschlossen (Abb. 2 f). Gegenseitiges Putzen der Vorderbeine ist nicht häufig (ca. 5% aller Putzhandlungen). Es setzt sich aus mehreren Einzelbewegungen zusammen: Das linke Vorderbein wird gehoben und streicht am rechten tarsalwärts; dann streicht das rechte Bein am linken in gleicher Weise, hierauf wieder das linke am rechten usw. (Abb. 3 a). Dadurch wird der Schmutz ausgekämmt, zusammengeballt und schließlich durch das schnelle Reiben vom Körper weggeschleudert.

g') Putzen der Mittelbeine.

Häufig (ca. 5% aller Putzhandlungen) säubern beide Vorderbeine entweder das rechte oder das linke Mittelbein, das dabei etwas von der Unterlage gehoben wird. Ganz gleichgültig, welches Mittelbein geputzt wird, streicht das linke Vorderbein an dessen linker, das rechte an dessen rechter Seite tarsalwärts (Abb. 3 b). Dieser Vorgang, bei dem das Tier

auf den 3 nicht am Putzakt beteiligten Beinen steht, läuft meist mehrere Male rasch hintereinander ohne Zwischenpause ab. Putzen eines Mittelbeins durch nur ein Vorderbein ist viel seltener (ca. 1%): Das putzende Vorderbein streicht am Mittelbein der gleichen Körperseite tarsalwärts (Abb. 3 c).

h') Putzen der Hinterbeine.

Das Reinigen des linken oder rechten Hinterbeins besorgen die Vorderbeine in Verbindung mit dem Putzen des Mittelbeins der gleichen Körperseite. Bei diesem Vorgang hebt die Ameise ihren Körper auf der Seite des zu putzenden Beins nach oben, auf der Gegenseite neigt sie ihn nach unten; er ruht dann nur auf dem Abdomen und den beiden am Putzen nicht beteiligten Beinen. Die Ameise legt das zu putzende Mittel- und Hinterbein aneinander; dann streichen beide Vorderbeine gleichzeitig daran tarsalwärts: das linke Vorderbein an den linken, das rechte an den rechten Seiten (Abb. 3 d). Die Säuberung eines Hinterbeins dauert meist verhältnismäßig lang und ist sehr intensiv; die Häufigkeit macht ca. 6% aller Putzhandlungen aus.

b) Der Gesamtputzvorgang.

Die beschriebenen Putzbewegungen treten in den meisten Fällen nicht vereinzelt auf, sondern sind zu einem Gesamtputzvorgang aneinander gereiht. Bei den Apiden folgen die einzelnen Bewegungen nach einem bestimmten Schema aufeinander. Das ist bei *Formica* nicht der Fall; vielmehr sticht hier ein Komplex von Putzbewegungen hervor, der fast stets am Beginn oder im Laufe des Gesamtputzens auftritt und gleichsam den Rahmen des Gesamtputzvorgangs bildet: das Säubern der Antennen durch die Vorderbeine und deren anschließendes Putzen durch die Mundwerkzeuge. Ich bezeichne diesen Komplex als *Antennen-Beinputzkomplex*. Er tritt als starres Schema auf; Abweichungen sind selten und nur von geringfügiger Art. Während das eine Vorderbein die Antenne der gleichen Körperseite putzt, säubern die Mundwerkzeuge gleichzeitig das gegenüberliegende Vorderbein. Die Formel dieses Vorgangs lautet also:

$$\left(\begin{array}{l} B_{1l} \rightarrow F_{ü1} \\ Mu \rightarrow B_{1r} \end{array} \right);$$

und:

$$\left(\begin{array}{l} B_{1r} \rightarrow F_{ür} \\ Mu \rightarrow B_{1l} \end{array} \right);$$

Das Antennenputzen und das Säubern der Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge sind so eng miteinander verbunden, daß z.B. neben $B_{1l} \rightarrow F_{ü1}$ auch dann die Bewegung $Mu \rightarrow B_{1r}$ erfolgen kann, wenn das rechte Vorderbein die gleichseitige Antenne vorher gar nicht geputzt hatte, ein Abstreifen des aufgenommenen Schmutzes sich also erübrigt. In der Regel wechselt dieses Putzen mehrmals von der rechten zur linken Seite und umgekehrt; nicht selten wird jedoch der gleiche Fühler einige Male hintereinander geputzt, ehe ein Wechsel auf die andere Seite erfolgt.

Auch in diesem Fall ist mit dem Säubern des Fühlers ein Putzen des gegenüberliegenden Vorderbeins durch die Mundwerkzeuge verbunden.

In den Antennen-Beinputzkomplex eingelagert ist ohne bestimmte Regel die Säuberung der anderen Organe, z. B. des Kopfes, der Augen, der Mundwerkzeuge oder gegenseitiges Reinigen der Vorderbeine. Letzteres geht oft in Putzen eines Mittel- und Hinterbeins über: Die Vorderbeine streichen dann nicht mehr aneinander, sondern am Mittel- und Hinterbein einer Körperseite. Der ganze Vorgang erinnert zwar etwas an das Putzschemata der Apiden; doch ist die bei diesen deutliche Tendenz, den Körper in Richtung von vorne nach hinten zu putzen, bei *Formica* nicht eindeutig ausgeprägt. Das Putzen schließt hier fast nie mit den Hinterbeinen ab; vielmehr folgt sehr oft auf das Reinigen der Hinterbeine wieder gegenseitiges Säubern der Vorderbeine und der Antennen-Beinputzkomplex.

Als Beispiel für den Ablauf eines Gesamtputzvorgangs führe ich einen Auszug aus dem Protokoll an:

Beobachtung an *Formica rufa* ♂ im Gipsnest:

$$\left(\begin{array}{l} B_{11} \rightarrow F_{ü1} \\ Mu \rightarrow B_{1r} \end{array} \right) ,$$

$$\left(\begin{array}{l} B_{1r} \rightarrow F_{ür} \\ Mu \rightarrow B_{11} \end{array} \right) ,$$

$$\left(B_{11} + B_{1r} \right) \rightarrow K_1 + r ,$$

$$\left(B_{11} + B_{1r} \right) \rightarrow B_{21} ,$$

$$\left(B_{11} + B_{1r} \right) \rightarrow \left(B_{21} + B_{31} \right) ,$$

B. Königinnen

a) Ältere, schon entflügelte Königinnen.

Fundort: Forstenrieder Park bei München.

Die Putzhandlungen weichen von denen der Arbeiterinnen nicht ab; ebenso gleicht der Gesamtputzvorgang dem der Arbeiterinnen. Im Verhalten beim Putzen und in der Häufigkeit des Putzens gibt es jedoch einige bedeutsame Unterschiede:

1. Die Königin ist bestrebt, sich beim Säubern an eine möglichst dunkle Stelle des Nestes zurückzuziehen; dies ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß sie sich normalerweise stets im dunklen Nest aufhält und Licht-einfall daher als störend empfindet.

2. Die Königin ist im allgemeinen putzträger als die Arbeiterinnen, bei denen innerhalb 10 Minuten fast immer Putzen vorkommt, auch wenn

kein besonderer Reiz an die Tiere herangebracht wird (durchschnittlich 25 Putzbewegungen in 10 Minuten). Die Königin dagegen säubert sich viel seltener (ca. 10 Putzbewegungen in 10 Minuten). Dies dürfte im Zusammenhang mit der allgemein zu beobachtenden Trägheit der Ameisenköniginnen stehen.

3. Bei Einwirken eines hinreichend starken Reizes sind jedoch die Putzhandlungen der Königin in qualitativer und quantitativer Hinsicht sehr intensiv.

Neben Selbstsäuberung der Ameisenkönigin beobachtete ich auch ein Putzen durch die Arbeiterinnen, von denen sie im Nest ständig umgeben ist. Die Arbeiterinnen krabbeln um oder über die Königin, betasten sie und säubern sie, insbesondere das Abdomen, mit den Mundwerkzeugen. Ein Putzen der Königin mit anderen Organen der Arbeiterinnen, etwa mit den Vorderbeinen, sah ich nicht.

b) Junge, geflügelte Weibchen.

Fundort: bei Weiden/Opf.

Auch geflügelte Weibchen sind ziemlich lichtscheu und bewegungsträge. Putzhandlungen sind bei ihnen weniger häufig als bei den Arbeiterinnen und deren Intensität ist geringer als bei den älteren Königinnen. Durch künstliche Reizung konnte ich jedoch in einigen Fällen ein äußerst lang andauerndes Säubern auslösen. Die Putzhandlungen selber gleichen, von geringfügigen Variationen abgesehen, vollkommen denen der alten Königinnen. Hinzuweisen ist auf die Stellung der Flügel beim Putzen des Abdomens: Sie werden vom Thorax gerade nach hinten gehalten, nehmen also eine waagrechte Stellung ein (Abb. 3 e). Putzen des Abdomens durch die Hinterbeine tritt häufiger als bei den Arbeiterinnen auf und erfolgt entweder nur durch ein Hinterbein, das die ihm zugewandte Seite des Abdomens säubert oder durch beide Hinterbeine, die dann gleichzeitig an den Abdomenseiten entlang streichen. Die Streichbewegung setzt noch auf der Dorsalseite ein und führt dann seitlich immer mehr nach hinten und unten. Die eigentliche Ventralseite wird nicht berührt; sie wird, ebenso wie die apikalsten Teile der Dorsalseite, nur durch die Mundwerkzeuge gesäubert.

Putzen der Flügel ist selten; ich sah es nur nach Reizung mit 10%iger Essigsäure. Die Flügel bleiben dabei in Ruhelage auf der Dorsalseite des Abdomens. Gesäubert werden nur die Vorderflügel, da das hintere Flügelpaar klein ist und von den Vorderflügeln bedeckt wird. Auch von den Vorderflügeln wird nur der ganz geputzt, der oben liegt; das kann entweder der rechte oder der linke sein. Die Hinterbeine streichen von vorne innen nach hinten außen und zwar mit den Tarsen (Abb. 3 f). Die Bewegung erfolgt entweder abwechselnd zwischen linkem und rechtem Hinterbein oder gleichzeitig. Es kommt aber auch vor, daß eines der Hinterbeine mehrere Male unmittelbar hintereinander oder in größeren oder kleineren Zeitabständen die Flügelputzbewegung ausführt, ohne daß dazwischen ein Putzen durch das gegenüberliegende

erfolgt. Nahe an den Flügelansatzstellen greift das Putzen auch auf den Flügel der anderen Körperseite über, was bei der Art, wie sich die Flügel überlagern, verständlich ist.

Der Gesamtputzvorgang zeigt keine Unterschiede gegenüber dem der Arbeiterinnen. Ein gegenseitiges Säubern beobachtete ich nur in wenigen Fällen: Ein Weibchen putzte mit den Mundwerkzeugen den Kopf und die Ansatzstellen der Flügel eines anderen.

C. Männchen.

Fundort: In der Nähe von Seewiesen bei Starnberg.

Die Putzfreudigkeit bleibt hinter der der Arbeiterinnen und Weibchen zurück. Die Männchen ziehen sich gern an eine möglichst dunkle Stelle zurück, wo sie regungslos verharren. Die beobachteten Putzhandlungen stimmen mit denen der Arbeiterinnen und Weibchen völlig überein; Säubern der Mittel- und Hinterbeine, des Abdomens und der Flügel sah ich nicht; es konnte auch durch Benetzen mit Wasser und selbst durch Reizung mit 10 % iger Essigsäure nicht ausgelöst werden. Beim Gesamtputzvorgang, der mitunter recht intensiv ist, macht das Antennen- und Vorderbeinputzen über 90 % aller Putzhandlungen aus.

Über die Häufigkeit einzelner wichtiger Putzhandlungen bei Männchen, Königinnen und Arbeiterinnen sowie über die Putzfreudigkeit geben die Tabellen 1 und 2 einen Überblick.

Tabelle 1 — Prozentuale Häufigkeit verschiedener Putzhandlungen (bezogen auf die Gesamtzahl der Putzhandlungen).

Putzhandlungen:	Männchen:	Königinnen:	Arbeiterinnen:
Mu → B ₁	33%	44%	35%
B ₁₁ ↔ B _{1r}	2%	4%	5%
B ₁ → Fü	61%	30%	30%
B ₁ → Mu	ganz selten	5%	10%
B ₁ → K	2%	1%	8%

Tabelle 2 — Putzfreudigkeit (Durchschnittliche Anzahl der Putzbewegungen in 10 Minuten).

Männchen:	Königinnen:	Arbeiterinnen:
4	10	24

2. Analyse der Putzhandlungen.

Wird das Putzen durch einen Außenreiz hervorgerufen, so sprechen wir von einer Putzreaktion, können wir aber keinen derartigen Außenreiz feststellen, so sprechen wir von spontanem Putzen. Da die Bereitschaft zum Putzen offenbar wechselt, so ist es praktisch, mit TINBERGEN (1956) zu unterscheiden zwischen:

a) **Stimmenden Faktoren:** Das sind solche Reize und andere innere und äußere Gegebenheiten, die die Putzhandlungen meist nicht auslösen, sondern nur eine gewisse Bereitschaft zu ihrer Durchführung hervorrufen.

b) **Auslösende Faktoren:** Sie lösen die Putzhandlungen tatsächlich aus und zwar um so leichter, je mehr durch die stimmenden Faktoren eine Bereitschaft, sie zu vollziehen, im Tier vorhanden ist.

A. Auslösende Faktoren.

Dabei handelt es sich meist um Außenreize, die durch Sinnesorgane wahrgenommen werden. Die wichtigsten Sinneswahrnehmungen, die für unsere Untersuchungen in Frage kommen, sind die des Tastsinns und des Geschmacksinns. Je zahlreicher die entsprechenden Sinnesorgane an einer Körperstelle sind, um so häufiger tritt die Putzreaktion auf und um so intensiver und ausdauernder werden die betreffenden Organe gesäubert. Wenn wir auch über die genaue zahlenmäßige Verteilung der Geschmacks- und Tastorgane über den Körper der Ameise nichts Sicheres wissen, so steht doch fest, daß sie auf den Antennen besonders häufig sind. Diese sind daher auch bei weitem reizempfindlicher als andere Körperteile und werden deshalb häufiger geputzt (Tabelle 1).

Außer allgemeinen Beobachtungen nach Reizung mit verschiedenen Schmutzstoffen oder chemischen Reizmitteln führte ich über einige Faktoren auch eingehendere Untersuchungen durch. Zunächst beobachtete ich bei einem Kontrollversuch das Tier eine bestimmte Zeit ohne Reizung, hierauf folgte die Reizung des Tieres, dann beobachtete ich es nochmals die gleiche Zeitdauer und unter den gleichen Umweltsbedingungen wie beim Kontrollversuch. Nur dann kann man davon sprechen, daß der betreffende Reiz Putzhandlungen auslöst, wenn sich beim Versuch eine bei weitem größere, durch keine andere Ursache erklärbare Häufigkeit des Putzens gegenüber der Kontrollbeobachtung ergibt.

a) Beschmutzung.

Im Gipsnest sah ich nach Selbstbeschmutzung sehr häufig Putzen; besonders war Zuckerlösung als Schmutzstoff wirksam. Das Säubern erfolgte daher oft nach Nahrungsaufnahme. Isolierten Tieren reichte ich mit einer Pipette Zuckerlösung; dabei kamen die Mundwerkzeuge und Fühler mit letzterer in Berührung. In einigen Fällen zeigte sich ein überaus starkes und lang andauerndes Putzen und zwar mitunter gerade der Mundwerkzeuge, die am intensivsten mit der Zuckerlösung in Berührung gekommen waren. Das ist um so mehr beachtenswert, da im

allgemeinen das Säubern der Mundwerkzeuge nicht diese überragende Stellung einnimmt und stets bald wieder von anderen Putzhandlungen abgelöst wird.

Zur Ergänzung führte ich einige Versuche durch. Ich brachte ein Tier in eine Petrischale, beobachtete es 10 Minuten ohne Reizung und ließ es dann über eine Unterlage laufen, die mit einer dünnen Schicht Zuckerlösung bedeckt war; anschließend beobachtete ich das Tier nochmals die gleiche Zeitdauer wie beim Kontrollversuch. Nach dem Beschmutzen war die Anzahl der Putzhandlungen stets bedeutend größer als vorher (Tabelle 3).

Bei Bestäuben mit Talkum-Puder mit einem Zerstäuber folgte bei sehr starker Anwendung kein Putzen. Zerstäubte ich aber nur geringe Mengen des Puders gegen das Tier hin, so trat Putzreaktion ein. Bei Berühren einer Ameise mit feuchtem Mehl wurden in jedem Fall nach der Beschmutzung deutlich mehr Putzhandlungen beobachtet, als bei der Kontrollbeobachtung.

Tabelle 3 — Anzahl der Putzhandlungen vor und nach Beschmutzen mit Zuckerlösung.

Nummer des Versuchs:	1	2	3	4	5	6	Insges.:
vor Beschmutzen:	4	20	2	6	0	1	33
nach Beschmutzen:	35	79	7	113	23	43	300

b) Benetzen mit Wasser.

Außer mit Schmutzstoffen kommen die Ameisen in freier Natur mit Wasser in Berührung. Auch an in Gipsnestern gehaltenen Tieren konnte durch Benetzen mit Wasser Putzen ausgelöst werden.

c) Berührung.

Gegenseitige Berührung der Tiere:

Wenn zwei Ameisen gegenseitig in Berührung kommen, so putzen sie sich anschließend oft, mit einer gewissen Regelmäßigkeit besonders nach gegenseitigem Betasten. Da die Schmutzmenge, die dabei eventuell an die Antenne der betastenden Arbeiterin gelangt, auf jeden Fall nur ganz geringfügig sein kann, so ist anzunehmen, daß auch mechanische Reize, die auf die Berührung mit der Antenne des anderen Tieres zurückgehen, einen Anteil am Zustandekommen der Putzhandlung haben.

Berührung der Tiere mit anderen Gegenständen:

Bei Berührung einer Ameise mit anderen Gegenständen (z. B. mit einer stumpfen Nadel) konnte mitunter Putzreaktion festgestellt werden, allerdings nur bei Berührung einer Antenne, bei anderen Körperteilen,

wie etwa dem Abdomen, dagegen nicht. Dies kommt wohl daher, daß die Antennen als Sitz wichtiger Sinnesorgane besonders reizempfindlich sind.

d) Chemische Reizmittel.

10 % ige Essigsäure:

Zuerst verwandte ich eine etwas zu große Menge des Reizmittels. Erst, nachdem ich dazu übergegangen war, einen feinen Streifen Papier in 10 % ige Essigsäure zu tauchen und damit ein Organ des Tieres, etwa eine Antenne zu berühren, stellte sich Putzreaktion ein. Bei Reizung mit 80 % iger Essigsäure sah ich, wie auch HEINZ bei *Sarcophaga*, keine Putzhandlungen.

Jod-jodkalium:

Auch die Reizung mit Jod-jodkalium erfolgte durch Streichen mit einem in die Lösung getauchten Streifen Papier über einen Körperteil der Ameise. Das darauf folgende Putzen war in den meisten Fällen heftiger als bei 10 % iger Essigsäure.

e) Erwachen aus Äthernarkose.

Nach Erwachen aus Äthernarkose waren die Tiere längere Zeit sehr erregt. Bisweilen begannen sie, noch auf dem Rücken liegend, mit Putzhandlungen, die mit ungeheurer Heftigkeit bis zu einer halben Stunde anhielten. Diese Erscheinung, die auch schon bei anderen Insekten beobachtet wurde, hat verschiedene Deutungen gefunden: Es ist möglich, daß das Tier die Umweltreize, vor allem die vom Narkotikum ausgehenden, die es, solange es sich unter dem Einfluß der Narkose befand, nicht wahrnahm, nach dem Erwachen so aufnimmt, als ob sie eben erst in diesem Augenblick gesetzt worden wären und darauf mit entsprechenden Putzhandlungen reagiert. Vielleicht aber sind unter dem noch nicht ganz überwundenen Rauschzustand gewisse Hemmungszentren für Putzvorgänge ausgeschaltet. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß nach den Untersuchungen AUTRUMS (1936) Ameisen unter Äther-einfluß zirpen.

f) Wechsel der Lichtintensität.

Bei größerer Lichtintensität putzten die Ameisen meist häufiger; wenn jedoch der Temperaturfaktor völlig ausgeschaltet wurde, waren die Unterschiede nicht bedeutend. Bei Rotlicht scheinen sich die Tiere häufiger zu putzen als bei Blaulicht. Eine eindeutige Aussage ist nach meinen bisherigen Versuchen nicht möglich und muß einer Spezialuntersuchung vorbehalten bleiben.

g) Veränderung der Temperatur.

Sarcophaga putzt nach den Untersuchungen von HEINZ bei Temperaturerhöhung, *Apis* nach BEEKEN auch bei Temperaturerniedrigung. Ich führte an *Formica* 373 diesbezügliche Versuche durch und zwar neben qualitativen, bei denen ich das Gesamtverhalten der Ameisen bei höherer und niedrigerer Temperatur bezw. während der Temperaturveränderung beobachtete, auch über 300 quantitative Versuche. Dabei ver-

glich ich die Anzahl der Bewegungen $B_{1r} \rightarrow F_{1r}$ in einer bestimmten Zeiteinheit bei konstanter Normaltemperatur (20° C) mit der Häufigkeit der erwähnten Putzbewegung in anderen Temperaturlagen sowie während Temperaturerhöhung und -erniedrigung, die mit verschiedener Geschwindigkeit erfolgte. Statistisch einwandfrei zu sichernde Unterschiede ergaben sich nicht. Bei höheren Temperaturen scheint jedoch die Putzfreudigkeit, wohl infolge der allgemein gesteigerten Aktivität, etwas größer zu sein als bei niedrigeren. Darüber hinaus beobachtete ich während Temperaturerhöhung häufig eine starke Erregung der Ameisen, die sich mitunter in sehr hastigen und intensiven Putzhandlungen äußerte. Unter dem Einfluß von sehr hohen Temperaturen (über 35° C) liefen die Tiere ungewöhnlich rasch umher und schlugen wild mit den Beinen um sich.

Zusammenfassend kann man sagen, daß nicht nur Beschmutzungsreize ähnlich denen, wie sie auch in freier Natur auf die Tiere einwirken, Putzhandlungen auslösen, sondern auch von anderen Umweltseinflüssen ausgehende Reize.

Neben der Qualität spielt die Quantität der auslösenden Reize eine wichtige Rolle: Der Reiz muß, wenn er Putzhandlungen auslösen soll, den Schwellenwert überschreiten, er darf aber auch nicht zu stark sein; in letzterem Fall ist entweder überhaupt keine Reaktion zu beobachten, oder es wird ein anderes Verhalten ausgelöst (etwa Fluchtverhalten). Reizung mit 10 % iger Essigsäure löst z. B. nur dann Putzhandlungen aus, wenn das Reizmittel in äußerst geringer Menge zur Anwendung kommt; ebenso hat starkes Bepudern im allgemeinen keine Putzhandlungen zur Folge.

B. Stimmende Faktoren.

Daß neben den auslösenden auch stimmende Faktoren zum Zustandekommen der Putzhandlungen bei *Formica* beitragen, läßt sich aus verschiedenen Tatsachen ableiten: Bei Beschmutzen mit Zuckerlösung, mit 10 % iger Essigsäure, mit Jod-jodkalium und anderen Reizmitteln putzen sich die Tiere einmal intensiver, einmal weniger stark. Diese verschiedene Reaktionsstärke läßt sich daraus erklären, daß nicht nur ein in einer bestimmten Stärke vorhandener Außenreiz das Putzen hervorruft, sondern daß auch innere, stimmende Faktoren eine wesentliche Rolle spielen.

Bei mehrmaliger Wiederholung des gleichen Reizes beobachtete ich, daß die Putzhandlungen bei der zweiten Reizung schon wesentlich geringfügiger waren als bei der ersten; das zeigte sich bei Beschmutzen mit Zuckerlösung und bei mehrmaliger Erhöhung der Temperatur um das gleiche Intervall. Dieses Nachlassen der Reaktion beruht sicher nicht auf einer Ermüdung der am Putzakt beteiligten Muskeln, sondern es hat den Anschein, daß ein zentralnervöser Energievorrat erschöpft wird. Ähnliche Erscheinungen sind insbesondere bei verwickelten Instinkthandlungen seit langem bekannt.

Putzhandlungen können auch ohne einen definierbaren auslösenden Reiz einsetzen. Solche „spontanen“ Putzhandlungen unterscheiden sich von den durch Reize ausgelösten dadurch, daß sie nur kurz und meist auch weniger intensiv sind. Es scheint, daß das Putzen nicht in vollem Umfang in Gang kommt, sondern nur gewisse, überstarke innere Impulse abreagiert werden. Solche kurze Putzhandlungen konnte ich bei den Arbeiterinnen von *Formica rufa* regelmäßig beobachten (durchschnittlich 24 Putzbewegungen in 10 Minuten).

C. Faktoren, die den Ablauf der Putzhandlungen bestimmen.

a) Charakter einer Putzhandlung.

Die Putzhandlungen sind von sehr komplexer Struktur: Der Gesamtputzvorgang setzt sich aus einer ganzen Reihe von Einzelputzhandlungen zusammen, wie dem Putzen der Antennen gekoppelt mit einem Säubern der Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge, dem gegenseitigen Reinigen der Vorderbeine, dem Putzen des Abdomens durch die Mundwerkzeuge usw. Aber auch diese sind durchaus nicht einfach, sondern bestehen meist wieder aus mehreren Teilbewegungen. So setzt sich das Putzen der linken Antenne gekoppelt mit Säubern des rechten Vorderbeins durch die Mundwerkzeuge:

$$\left\{ \begin{array}{l} B_{11} \rightarrow F\ddot{u}_1 \\ Mu \rightarrow B_{1r} \end{array} \right\}$$

zusammen aus: 1. Putzen des linken Fühlers durch das linke Vorderbein; 2. Säubern des Vorderbeins der Gegenseite durch die Mundwerkzeuge. Jede dieser Putzbewegungen zerfällt in mehrere Einzelbewegungen, z. B. $B_{11} \rightarrow F\ddot{u}_1$ in Heben des linken Vorderbeins, Wenden des Kopfes und Streichen des Vorderbeins an der Antenne. Auch an jeder dieser Einzelbewegungen sind wieder mehrere Muskeln beteiligt. Wie kommt das Zusammenarbeiten dieser verschiedenen Komponenten zur Putzhandlung zustande?

Der Gesamtputzvorgang ist auf keinen Fall eine vollautomatisch ablaufende Bewegungsfolge; seine einzelnen Bestandteile werden vielmehr je nach den Umständen verschieden kombiniert. Dabei spielen sicher die Beschmutzung der einzelnen Körperteile und die von ihr ausgehenden Reize eine wesentliche Rolle. Doch besteht auch eine gewisse zentralnervöse Verbindung; dies zeigt sich darin, daß beim Einsetzen von Putzhandlungen, besonders bei starken inneren Impulsen, nicht nur die beschmutzten Organe, sondern auch andere in den Putzvorgang einbezogen werden. Besonders den Antennen-Beinputzkomplex führt die Ameise fast bei jedem aus mehreren Putzhandlungen bestehenden Säuberungsvorgang aus. Jedenfalls aber ist die Eigenschaft, die wir für eine Erbkoordination verlangen müssen, nämlich stets gleiche Abfolge der Bewegungen nach einem bestimmten Schema, beim Gesamtputzvorgang eindeutig nicht vorhanden.

Eine Teilputzhandlung, das Putzen einer Antenne durch ein Vorderbein und die damit gekoppelte Säuberung des Vorderbeins der Gegenseite durch die Mundwerkzeuge, will ich noch näher untersuchen. Stellt sie eine Erbkoordination oder eine Reflexkette dar? Für die Annahme, daß es sich um eine Erbkoordination handelt, spricht die Tatsache, daß sie nach einem bestimmten Schema ausgeführt wird und die Bewegungen nicht frei kombiniert werden. Doch könnte man einwenden, daß die Reize sich notwendig immer in der gleichen Weise wiederholen, und darum die Reaktion nur scheinbar nach einem festen Schema erfolgt. Daher ließe sich, ausgehend von dem durch Beschmutzen eines Fühlers gesetzten Reiz, der Vorgang tatsächlich als Reflexkette deuten, wenn nicht folgende Beobachtungen dagegen sprächen:

1. Häufig erfolgt zusammen mit der Säuberung der einen Antenne durch das gleichseitige Vorderbein auch dann ein Putzen des gegenüberliegenden Vorderbeins durch die Mundwerkzeuge, wenn letzteres die ihm zugeordnete Antenne vorher gar nicht geputzt hatte, eine Auslösung dieser Putzhandlung durch einen Beschmutzungsreiz also ausgeschlossen ist.

2. Fehlt einer Ameise ein Vorderbein zu zwei Drittel seiner Länge, so ist zwar ein Putzen der zugeordneten Antenne unmöglich; aber sowohl zufällige Beobachtungen wie auch Amputationsversuche (es wurde bei 20 Tieren das rechte Vorderbein amputiert) zeigten völlig übereinstimmend, daß bei einer Säuberung der gegenüberliegenden Antenne durch das ihr zugeordnete Vorderbein der Amputationsstumpf, so weit noch möglich, die entsprechenden Bewegungen, wie sie auch bei Säuberung des Vorderbeins durch die Mundwerkzeuge erfolgen müßten, durchzuführen sucht. War der Stumpf noch so lang, daß er wohl die Mundwerkzeuge, nicht aber die Fühler erreichen konnte, so wurde er dennoch an die Mundwerkzeuge herangebracht, obwohl offenbar kein Beschmutzungsreiz wirksam war, da der Beinstumpf die Antenne ja gar nicht geputzt hatte. Diese Tatsachen deuten darauf hin, daß eine Koppelung der Bewegung des Fühlerputzens und der gleichzeitigen Säuberung des gegenüberliegenden Vorderbeins durch die Mundwerkzeuge besteht, daß also eine Erbkoordination und nicht eine Reflexkette vorliegt. Als Erbkoordination im strengen Sinn ist dabei die Bewegungsverbinding

$$\begin{pmatrix} B_{1l} \rightarrow F_{1l} \\ Mu \rightarrow B_{1r} \end{pmatrix}$$

und

$$\begin{pmatrix} B_{1r} \rightarrow F_{1r} \\ Mu \rightarrow B_{1l} \end{pmatrix}$$

aufzufassen. Die Häufigkeit, mit der sie durchgeführt wird, ist allerdings nicht festgelegt, sondern hängt von der Stärke der Außenreize und der inneren Impulse ab.

b) Bedeutung der richtenden Reize.

Auch eine Erbkoordination läuft, einmal ausgelöst, nicht starr ab, sondern kann in ihrem Ablauf durch richtende Reize (Taxiskomponente)

beeinflusst werden. Spielen beim Ablauf einer Putzhandlung solche richtende Reize eine Rolle? Wenn z. B. die Putzbewegung $B_{1r} \rightarrow F_{1r}$ nach der Erbkoordination starr, ohne jede Abhängigkeit von richtenden Reizen, festgelegt wäre, dann müßte das Vorderbein die Bewegung $B_{1r} \rightarrow F_{1r}$ auch dann in vollem Umfang durchführen, wenn ein großer Teil des Fühlers nicht vorhanden ist; die Bewegung würde dann vom Bein ins Leere fortgesetzt werden. Zur Klärung dieser Frage amputierte ich bei 30 Tieren den rechten Fühler und zwar bei 10 Tieren nur den vorderen Teil der Geißel, bei 10 Tieren die gesamte Geißel und bei weiteren 10 Tieren Geißel und Schaft. Es zeigte sich, daß bei der ersten und zweiten Gruppe die Antenne nur in ihrer jetzigen Länge geputzt wurde; am nunmehrigen Antennenende glitt das putzende Vorderbein nach unten und senkte sich zu Boden, der Antennenrest schnellte in die Höhe. War die gesamte Antenne amputiert, so wurde das Bein gehoben und in Richtung der Antenne bewegt; da aber der taktile Reiz ausblieb, senkte es sich sofort wieder. Das Suchen nach dem Berührungsreiz zeigte sich darin, daß die Auf- und Abbewegungen des zugeordneten Vorderbeins bei Totalamputation des Fühlers viel häufiger sind als bei intaktem Fühler (Tabelle 4).

Tabelle 4 — Häufigkeit der Beinbewegung in 10 Minuten bei Amputation des rechten Fühlers.

vor Amputation:	nach Amputation:
13	236

Besonders deutlich zeigte sich die Bedeutung der Thigmotaxis bei Vorderbeinamputation. Ich amputierte bei 20 Ameisen das rechte Vorderbein, und zwar bei 10 Tieren Tarsus, Tibia und den größten Teil des Femur, bei 10 Tieren nur Tarsus und Tibia. Beide Versuchsgruppen verhielten sich gleich; durch Drehen des Kopfes und sogar Wenden der Antennen nach hinten und unten versuchten die Ameisen eine Berührung zwischen Fühler und Beinstumpf, bzw. zwischen Mundwerkzeugen und Beinstumpf zustandezubringen. Konnte das ermöglicht werden, so war der Bewegungsablauf normal. Zwar wurden auch bei fehlender Berührung Bewegungen ausgeführt; diese waren in der Regel aber nicht voll ausgeprägt und zeigten meist ein Suchen nach dem Berührungsreiz. Für die volle Ausprägung der Putzhandlung sind demnach taktile Reize, die die Bewegungsrichtung steuern, unerlässlich. Der Ablauf des Fühlerputzens kann durch das Fehlen des Berührungsreizes zwischen Vorderbein und Antenne erheblich gestört werden. Das noch vorhandene Vorderbein putzt dann den ihm zugeordneten Fühler viel häufiger, als dies bei normalem Bewegungsablauf der Fall ist (Tabelle 5). Bei 7 Tieren konnte sogar ein Putzen des rechten Fühlers durch das linke Vorderbein, bei 1 Tier durch das rechte Mittelbein beobachtet

werden. Gegenseitiges Säubern von Vorderbein und Stumpf wurde, so weit möglich, durchgeführt; bei 7 Tieren aber kam es zu

$$\left(\begin{array}{l} B_{11} \rightarrow B_{2r} \\ B_{2r} \rightarrow B_{11} \end{array} \right) .$$

Tabelle 5 — Häufigkeit des Putzens des linken Fühlers in 10 Minuten vor und nach Amputation des rechten Vorderbeins.

Nummer des Versuchs:	Häufigkeit des Putzens $B_{11} \rightarrow F_{ü1}$	
	vor Amputation von $F_{ür}$:	nach Amputation von $F_{ür}$:
1	3	9
2	0	1
3	5	2
4	0	48
5	4	12
6	4	7
7	3	7
8	12	16
9	0	0
10	1	13
11	3	85
12	0	10
13	4	28
14	0	0
15	5	8
16	8	5
17	2	0
18	0	12
19	2	6
20	2	12
Insgesamt:	58	281

Die durch die Amputation hervorgerufenen Reize lösen anscheinend keine gerichteten Putzhandlungen aus: Der teilweise amputierte Fühler wurde nicht öfter geputzt als der intakte; bei Totalamputation einer Antenne führte das ihr zugeordnete Vorderbein rasche Auf- und Abbewegungen aus, putzte aber nicht in auffallender Weise die Amputationswunde. Nach der Amputation war zwar die Anzahl der registrierten Putzhandlungen, wohl infolge der stärkeren Erregung des Tieres, mitunter bedeutend größer als vorher; ob aber die Ursache dieser Erregung der Amputationsreiz als solcher oder die durch die Amputation bedingte Störung der betreffenden Putzhandlungen ist, läßt sich nicht eindeutig entscheiden.

Wir können also feststellen: Die Notwendigkeit der Ergänzung der auslösenden Reize mittels Steuerung durch taktile Reize ist in der Erbkoordination festgelegt und äußert sich bei einem Fehlen des Berührungseizes in einem Suchen nach ihm. Bleibt er aus, so wird der Bewegungsablauf erheblich gestört. Das ist freilich nicht bei allen Insekten so: Bei *Periplaneta* ist nach den Untersuchungen EHRLICHS auch bei Wegfall der Berührung die Bewegung des Vorderbeins weitgehend ausgeprägt; auch bei *Sarcophaga* scheint der Anteil der Taxiskomponente nach HEINZ nicht groß zu sein; dagegen stimmen die Beobachtungen HOFFMANNS an *Blatta* mit meinen Ergebnissen weitgehend überein.

c) Verbindung der einzelnen Putzhandlungen untereinander.

Die Verbindung der Putzbewegungen innerhalb einer Erbkoordination geschieht nach einem bestimmten Schema; sie stehen in einem obligatorischen Verhältnis zueinander. Anders ist es mit den Putzhandlungen innerhalb des meist aus mehreren Erbkoordinationen aufgebauten Gesamtputzvorgangs: Sie stehen in einem fakultativen Verhältnis zueinander. Ihre Folge wird abhängig sein von auslösenden Außenreizen, stimmenden Faktoren und anderen Nebenumständen.

Wie verhalten sich linke und rechte Körperseite zueinander? Können Putzhandlungen von der einen auf die andere Körperseite übergreifen? Die wichtigeren Putzhandlungen, die auf eine Körperseite beschränkt bleiben, sind:

1. Putzen einer Antenne durch das zugeordnete Vorderbein;
2. Säubern der Mundwerkzeuge durch ein Vorderbein;
3. Reinigen des Kopfes und speziell der Augen durch das zugeordnete Vorderbein; ferner könnte man in diese Gruppe in eingeschränktem Maße auch $\text{Mu} \rightarrow \text{B}_{11}$ und $\text{Mu} \rightarrow \text{B}_{1r}$ einreihen. Die Festlegung dieser Putzhandlungen auf eine Körperseite ist keineswegs unabänderlich; bei Amputation des rechten Vorderbeins putzten von 20 Tieren 7 den rechten Fühler mit dem linken Vorderbein, das dann an dessen Innenseite von der Basis zur Spitze streicht; bei rascher Erhöhung der Temperatur tritt mitunter Säubern einer Antenne durch beide Vorderbeine auf. Dies sind jedoch Ausnahmen. Gewisse, normale Putzhandlungen greifen regelmäßig auf die andere Körperseite über:

1. Gegenseitiges Putzen der Vorderbeine;
2. Säubern eines Mittelbeins durch beide Vorderbeine;
3. Reinigen eines Mittel- und Hinterbeins durch beide Vorderbeine. In den beiden letzten Fällen tritt jedoch kein unmittelbarer Wechsel von einer Körperseite auf die andere auf. In keine der beiden Gruppen läßt sich einreihen die Bewegung $Mu \rightarrow Ab$.

Eine weitere Frage ist, ob mehrere Putzhandlungen gleichzeitig ausgeführt werden können. Innerhalb der Erbkoordination ist der Fall klar: Mehrere zu einem Komplex vereinigte Putzbewegungen erfolgen gleichzeitig. Beim Gesamtputzvorgang aber laufen mehrere Erbkoordinationen in der Regel nicht zur gleichen Zeit ab. Bei starker Erregung durch einen besonders wirksamen Reiz oder bei sehr intensiven stimmenden Faktoren können jedoch mehrere Teilputzvorgänge gleichzeitig bewältigt werden. Als Beispiel führe ich eine Beobachtung an einem geflügelten Weibchen an. Reizung mit 10% iger Essigsäure:

$$\begin{array}{l} Mu \rightarrow B_{1l} \quad ; \\ Mu \rightarrow B_{1r} \quad ; \\ \left(\begin{array}{l} Mu \rightarrow B_{1l} \\ Mu \rightarrow B_{1r} \end{array} \right) \\ \left(\begin{array}{l} B_{3r} \rightarrow Ab_r \\ B_{3l} \rightarrow Ab_l \end{array} \right) \end{array} ;$$

Zusammenfassend läßt sich sagen: Nicht der ganze Putzvorgang, sondern Komplexe von einzelnen Putzbewegungen sind Instinkthandlungen im Sinne von LORENZ. Sie werden durch verschiedene Reize ausgelöst und in ihrem Ablauf durch taktile Reize gesteuert. Das Putzverhalten besitzt eine gewisse hierarchische Struktur; je höher wir in der Stufenleiter nach oben kommen, um so komplexer wird das ganze System. Diese Tatsachen, die sich auch bei anderen instinktiven Verhaltensweisen feststellen lassen, kann man durch die Theorie von einander übergeordneten hierarchischen Zentren und angeborenen Auslösemechanismen erklären (nach BAERENDS und TINBERGEN). Aufgabe der höchsten Zentren ist es, zielstrebiges Verhalten zu regeln; je niedriger die Stufe ist, auf der wir uns befinden, um so starrer und einfacher wird auch der Ablauf der Bewegung, bis wir zur Endhandlung, der mit einer Taxis verschränkten Erbkoordination, kommen. Diese Vorstellung läßt sich ohne größere Schwierigkeiten auch auf die Putzvorgänge anwenden.

IV. Vergleichende Untersuchungen.

Bei der Aufstellung des Systems des Tierreiches wurden fast ausschließlich morphologische und anatomische Merkmale berücksichtigt. Die Verhaltensweisen stellen aber ebenfalls sehr wichtige Eigenschaften eines Lebewesens dar; leider sind sie jedoch bisher erst bei wenigen Arten genau bekannt. Die Putzhandlungen bilden zwar nur einen kleinen Ausschnitt aus dem Gesamtverhalten des Tieres; dennoch ist es interessant, festzustellen, in wie weit systematisch verwandte Hymenopteren-gruppen in ihrem Putzverhalten übereinstimmen und ob sich für die einzelnen Unterordnungen charakteristische Putzhandlungen aufzeigen lassen.

1. Beschreibung der Putzhandlungen bei verschiedenen Hymenopterengruppen.

A. Symphyta - Pflanzenwespen.

Sie sind hinsichtlich ihres Körperbaues und ihrer Lebensweise (Brutpflege) die ursprünglichsten Hymenopteren. Damit stimmt überein, daß auch ihr Putzverhalten noch wenig spezialisiert ist, so daß sich von diesem Typus sicher viele bei den höheren Hymenopteren auftretende Formen des Putzens ableiten lassen.

Familie: Tenthredinidae - Blattwespen.

Arten (in Klammern der Fundort):

Dolerus nigratus Müll. ♂ (Weiden/Opf.);

Dolerus gonager F. ♀ (Weiden/Opf.);

Loderus vestigialis Klgl. ♂ (Regensburg);

Tenthredopsis sordida Klgl. ♀ (Regensburg);

Allantus arcuatus Forst. var. *melanoxystron* Ensl. ♀ (Weiden/Opf.;
Störnstein/Opf.);

Selandria serva F. ♀ (Weiden/Opf.);

Athalia lineolata var. *cordatoides* Pries. ♀ (Regensburg);

Athalia bicolor Lep. ♀ (Regensburg).

Putzhandlungen:

a) Putzen der Antennen.

Das Säubern der Fühler, das nur etwa 14% aller Putzhandlungen ausmacht, besorgen die Vorderbeine, denen ein eigentlicher Putzapparat noch fehlt (Abb. 1 a). Dabei wird der Kopf etwas gesenkt; dann streicht der Tarsus des Vorderbeins der entsprechenden Körperseite an der ihm zugewandten Antenne von der Basis zur Spitze; der Fühler wird dabei nach unten gezogen und schnellt, sobald sein Ende vom Bein freigelassen wird, in die Ausgangsstellung zurück. In der Regel säubert

das linke Vorderbein die linke, das rechte die rechte Antenne. Bei *Dolerus gonager*, *Allantus arcuatus* und *Athalia lineolata* konnte ich ein gleichzeitiges Reinigen eines Fühlers durch beide Vorderbeine beobachten: Das zugeordnete Vorderbein streicht dabei an der Außenseite, das der Gegenseite an der Innenseite der Antenne.

b) Putzen der Mundwerkzeuge.

Das Tier streckt die Mundwerkzeuge aus; dann legen sich die Vorderbeine seitlich und etwas spiralförmig daran und streichen von oben nach unten. Meist putzen beide Vorderbeine gleichzeitig, gelegentlich ist nur eines tätig. Das Säubern der Mundwerkzeuge beträgt ca. 10% aller Putzhandlungen.

c) Putzen des Kopfes und der Augen.

Säubern des Kopfes und der Augen ist selten (ca. 3%). Der Kopf ist mit dem Thorax beweglich verbunden und kann darum beim Putzen leicht seine Stellung verändern. Die Beine streichen sehr rasch abwechselnd von hinten innen nach vorne außen über Kopf und Augen. Ein Reinigen des Thorax konnte ich nicht beobachten.

d) Putzen des Abdomens.

Das Säubern des Abdomens ist von Bedeutung wegen der an ihm sitzenden Geschlechtsanhänge und der in jedem Segment an den Abdomenseiten gelegenen Stigmen. Die Flügel werden etwas gehoben und die Hinterbeine streichen am Abdomen teils mehr oben, teils mehr seitlich von vorne innen nach hinten außen. Die Bewegung erfolgt entweder gleichzeitig beidseitig oder rechts und links abwechselnd.

e) Putzen der Beine.

Beim Vorderbeinputzen reiben entweder beide Vorderbeine aneinander oder es erfolgt gegenseitiges Reiben von Vorder- und Mittelbein der gleichen Körperseite. Von den Mittelbeinen wird der Schmutz ebenfalls durch dieses gegenseitige Reiben von Vorder- und Mittelbein entfernt. Säubern eines Mittelbeins durch das Hinterbein der gleichen Körperseite beobachtete ich nur bei *Dolerus nigratus*: Das Hinterbein streicht am entsprechenden Mittelbein von oben nach unten. Die Hinterbeine säubern sich durch Reiben aneinander; das Tier steht dabei auf den beiden vorderen Beinpaaren. Putzen der Hinterbeine durch die Mittelbeine sah ich nur bei *Dolerus nigratus*: Jedes Mittelbein streicht an dem ihm zugeordneten Hinterbein von oben nach unten. Ferner beobachtete ich bei der gleichen Art Säubern eines Hinterbeins durch das Vorder- und Mittelbein der gleichen Körperseite.

f) Putzen der Flügel.

Säubern der Flügel ist die häufigste aller Putzhandlungen (ca. 35%). Das Putzen der Oberseiten besorgen die Hinterbeine durch Streichen von vorne innen nach hinten außen und zwar entweder auf beiden Seiten gleichzeitig oder einseitig links oder rechts. In der Regel bleiben die Flügel dabei in Rücklage; die kleineren Hinterflügel werden von den

größeren Vorderflügeln bedeckt, gehen also leer aus. Der rechte Vorderflügel liegt meist oben, bedeckt aber nur einen geringen Teil des linken. In seltenen Fällen putzt das Tier nur einen Vorder- oder Hinterflügel, den es dabei seitlich an das Abdomen legt, während es die übrigen drei abspreitzt. Zum Putzen der Unterseite werden die Flügel nur ganz wenig entfaltet und dann ebenfalls von den Hinterbeinen in der Regel links und rechts abwechselnd bestrichen; nur einmal sah ich bei *Athalia bicolor* beide Hinterbeine gleichzeitig am Werk.

g) Gesamtputzvorgang und Putzfreudigkeit.

An Kombinationen von Putzhandlungen beobachtete ich:

1. Gleichzeitiges Putzen einer Antenne durch das Vorderbein der gleichen Körperseite und Säubern der gegenüberliegenden Kopfseite durch das andere Vorderbein.
2. Gleichzeitiges Reinigen einer Antenne durch das ihr zugeordnete Vorderbein und Putzen der Mundwerkzeuge durch das Vorderbein der Gegenseite.

Eine regelmäßige Aufeinanderfolge bestimmter Putzhandlungen beim Gesamtputzvorgang wurde nicht beobachtet. Die Auswahl der Putzhandlungen, sowie ihre Reihenfolge ist an keinerlei Regeln gebunden. Zwar folgt häufig auf das Putzen der Flügel ein gegenseitiges Säubern der Hinterbeine, auch werden Putzhandlungen an der vorderen Körperhälfte und solche an der hinteren im allgemeinen nicht abwechselnd durchgeführt; Ausnahmen kommen jedoch vor.

Die Putzfreudigkeit ist verhältnismäßig gering: Im Durchschnitt werden in 10 Minuten 8 Putzhandlungen ausgeführt.

Familie: Pamphilidae — Gespinstblattwespen.

Art:

Pamphilus depressus Schrk. ♂ (Weiden/Opf.).

Putzhandlungen:

Sie stimmen weitgehend mit denen der Tenthredinidae überein, jedoch sah ich auch ein Putzen der Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge wie bei *Formica* (auch zusammen mit der Säuberung einer Antenne).

B. Terebrantes - Schlupfwespen

Charakteristisch für diese Unterordnung sind besonders die mannigfachen Variationen des Flügelputzens. Zwischen Männchen und Weibchen bestehen grundsätzlich keine Unterschiede im Putzverhalten; nur kommt bei den Weibchen das Putzen der Legeröhre hinzu, das mitunter besonders ausgeprägt ist.

Familie: Braconidae — Brackwespen.

Art:

Microdus sp. ♀ (Weiden/Opf.).

Putzhandlungen:

Im Zusammenhang mit dem Putzen des Abdomens reinigt das Tier auch die nur etwas über einen Millimeter lange Legeröhre: Die Hinter-

beine streichen an ihr von vorne nach hinten und zwar jedes an der ihm zugewandten Seite. Außer gegenseitigem Reiben der Vorderbeine aneinander sah ich auch deren Säuberung durch die Mundwerkzeuge (Mu → B₁₁ und Mu → B_{1r}). Das Putzen der Mittelbeine besorgen die Hinterbeine, entweder nur das gleichseitige oder beide zugleich. Beim Putzen der Flügel biegt das Tier das Abdomen stark nach oben. Dann werden Vorder- und Hinterflügel mit den Unterseiten unterhalb des Abdomens aneinandergelegt und die Tarsen der Hinterbeine streichen über die Oberseiten von vorne oben nach hinten unten jeweils an den ihnen zugewandten Flügeloberseiten (Abb. 4 b). Ferner beobachtete ich auch ein Putzen der Flügel nur einer Körperseite: Z. B. der rechte Vorder- und Hinterflügel werden in gleicher Weise wie oben unter das Abdomen gestellt, während der linke Vorder- und Hinterflügel abgespreizt werden. Dann geschieht das Säubern wie schon beschrieben, aber da die Flügel der linken Körperseite nicht an die der rechten gelegt wurden, streichen die Hinterbeine nunmehr an Flügelober- und Unterseiten (Abb. 4 c). Eine bestimmte Ordnung in der Reihenfolge der Putzhandlungen besteht nicht; doch folgen einzelne Putzbewegungen häufig aufeinander: Säubern des Abdomens kann in Putzen der Legeröhre übergehen; ferner kann auf Reinigen einer Antenne gegenseitiges Säubern der Vorderbeine folgen.

Familie: Ichneumonidae — echte Schlupfwespen.

Arten:

Ichneumoninae:

Ichneumon confusorius L. ♂ (Weiden/Opf.; Spiegelau/Bayer. Wald);

Ichneumon lateralis Krehb. ♂ (Weiden/Opf.).

Cryptinae:

Gyraudia gyratoria Thnb. ♀ (Riedelhütte/Bayer. Wald);

Atractodes flavicosa Thms. ♀ (Regensburg).

Pimplinae:

Cryptopimpla blanda Gr. ♂ (Regensburg);

Lissonota bellator Gr. ♂ (Regensburg);

Lissonota bellator Gr. ♀ (Weiden/Opf.);

Ephialtes brevicornis Tschk. ♀ (Weiden/Opf.).

Ophioninae:

Angitia areolaris Hlg. ♂ (Regensburg);

Exetastes illusor Gr. ♂ (Regensburg);

Exetastes fornicator F. ♂ (Regensburg);

Paniscus ocellaris Thms. ♂ (Regensburg);

Enicospilus ramidulus L. ♀ (Regensburg).

Tryphoninae:

Hadrodictylus genalis Thms. ♀ (Regensburg);

Mesoleptus stali Hlg. ♂ (Regensburg);

Euryproctus nemoralis Geoffr. ♂ (Weiden/Opf.);

Alexeter nebulator Thnb. ♀ (Weiden/Opf.);

Lagarotes debitor Thnb. ♀ (Weiden/Opf.).

Putzhandlungen:

a) Putzen der Antennen.

Ihre Länge schwankt sehr; sie können kürzer, aber auch bedeutend länger als der Körper sein. Sie werden häufig geputzt (ca. 18% aller Putzhandlungen), wenn auch nicht so oft wie bei den Ameisen. Das Reinigen der Antennen besorgen stets die Putzscharten (Abb. 1 b) der Vorderbeine und zwar meist einseitig, nur selten beidseitig. Das Vorderbein erfaßt die ihm zugewandte Antenne basal, drückt sie nach unten und streicht distalwärts bis zum Ende (Abb. 5 a); hierauf schnellt der Fühler in seine alte Lage zurück. Auch bei den langführligen Arten (Antenne länger als der Körper) geht das Fühlerputzen so vor sich, doch zieht das Tier in diesem Fall die Antenne zugleich aktiv durch den Putzapparat (Abb. 5 b).

b) Putzen der Mundwerkzeuge.

Diese Bewegung ist nicht selten (ca. 7%) und wird in der Regel gleichzeitig durch beide Vorderbeine ausgeführt, bei manchen Ichneumoninae, Pimplinae, Ophioninae und Tryphoninae bisweilen auch nur durch eines.

c) Putzen des Kopfes und der Augen.

Obwohl der Kopf der Träger der großen Facettenaugen und der drei Ocellen ist, erfolgt seine Säuberung nicht häufig (ca. 3% aller Putzhandlungen). Die Vorderbeine streichen an der ihnen zugewandten Kopfseite.

d) Putzen des Thorax.

Im allgemeinen wird der Thorax nicht gesäubert; nur vereinzelt sah ich bei *Ichneumon lateralis* Streichen eines Vorderbeins seitlich am Thorax von oben nach unten.

e) Putzen des Abdomens.

Seine Säuberung besorgen stets die Hinterbeine. Die Flügel werden dabei meist etwas gehoben, zuweilen sogar abgespreizt. In der Regel putzen beide Hinterbeine zugleich, mitunter jedoch nur eines. Ein Putzen durch die Mundwerkzeuge wie bei *Formica* kommt nicht vor. Das Abdomenputzen ist verhältnismäßig häufig (ca. 12% aller Putzhandlungen).

f) Putzen der Legeröhre.

Hauptbeobachtungsobjekte waren *Gyraudia gyratoria* und *Ephialtes brevicornis*. Wir unterscheiden zwischen Arten mit kurzem (kürzer als halbe Körperlänge) und Arten mit langem Legebohrer. Das Putzen besorgen die Hinterbeine. Das Tier neigt das Abdomen samt der Legeröhre nach unten; die Seitenklappen bleiben am Bohrer. Dann streichen beide Hinterbeine abwechselnd rasch hintereinander an der ihnen jeweils zugewandten Seite der Legeröhre von vorne nach hinten (Abb. 5 c). Säubern des Legebohrers ist oft verbunden mit dem der hinteren Hälfte des Abdomens. Bei einem langen Legebohrer sind die Beine nicht ohne weiteres in der Lage, sein Ende zu erreichen. Das Tier krümmt daher

das Abdomen weit nach vorne und oben; dabei wird die Legeröhre zwischen den zusammengelegten Hinterbeinen hindurchgezogen und schnell, wenn das Ende erreicht ist, in die Höhe (Abb. 5 d).

g) Putzen der Beine.

Das Säubern der Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge geschieht in gleicher Weise wie bei den Ameisen. Meist wird zur gleichen Zeit nur ein Vorderbein geputzt, doch sah ich auch

$$\left(\begin{array}{l} \text{Mu} \rightarrow \text{B}_{11} \\ \text{Mu} \rightarrow \text{B}_{1r} \end{array} \right) .$$

Die Häufigkeit des Putzens der Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge beträgt ca. 14% aller Putzhandlungen. Nicht ganz so oft (ca. 11%) erfolgt gegenseitiges Reinigen durch Reiben aneinander. Putzen der Mittelbeine, ganz gleich wie, ist nicht häufig. Beim Säubern eines Mittelbeins durch ein Vorderbein reiben Vorder- und Mittelbein der gleichen Körperseite aneinander (wurde nur vereinzelt bei *Cryptopimpla* beobachtet). Das Tier steht dabei auf den Hinterbeinen und auf dem Vorder- und Mittelbein der nicht am Putzakt beteiligten Körperseite. Auch Reinigen der Mittelbeine durch die Hinterbeine ist nicht häufig; entweder führt nur ein Hinterbein die Bewegung aus, oder es putzen beide. Ferner kann das Säubern eines Mittelbeins auch mit einbezogen werden in ein gegenseitiges Putzen der Hinterbeine: Beide Hinterbeine reiben aneinander und auch das Mittelbein beteiligt sich an diesem Vorgang, wobei es teils aktiv reibt, teils passiv von den Hinterbeinen gereinigt wird. Beim ziemlich häufigen gegenseitigen Putzen der Hinterbeine (ca. 9%), das ich bei Vertretern aller Unterfamilien beobachtete, hebt das Tier das Abdomen etwas und streckt die Beine nach hinten. Die Schlupfwespe steht dabei auf den Vorder- und Mittelbeinen. Dann streicht in rascher Aufeinanderfolge jeweils das eine Hinterbein an Tibia und Tarsus des anderen oder es werden auch nur die Tarsen rasch aneinander gerieben.

h) Putzen der Flügel.

Das Säubern der Flügel besorgen die Hinterbeine, beide gleichzeitig oder nur eines. Die Stellung der Flügel beim Säubern ihrer Oberseiten kann verschieden sein:

1. Sie werden mit ihren Unterseiten seitlich an das Abdomen gelegt, worauf die Hinterbeine an ihnen von vorne oben nach hinten unten streichen.

2. Die Schlupfwespe legt die Flügel oberhalb des Abdomens mit den Unterseiten aneinander; die Hinterbeine streichen dann an den ihnen zugewandten Flügelseiten (Abb. 4 a).

3. Das Tier hebt das Abdomen und legt darunter beide Flügelpaare mit den Unterseiten aneinander wie bei den Braconidae (Abb. 4 b).

Ein Putzen der Flügeloberseite wie bei 1) kann auch die Hinterflügel allein erfassen, während die Vorderflügel abgespreizt werden. Auch

Säubern der Vorderflügel allein auf der Dorsalseite des Thorax und Abdomens kommt vor. Dabei bleibt das erste Flügelpaar in Ruhelage, die Hinterflügel werden abgespreizt; dann streichen die Hinterbeine wie bei den Formicidae von vorne innen nach hinten außen.

Die Flügelunterseiten werden weniger häufig geputzt als die Oberseiten. Auch hierbei kann die Stellung der Flügel verschieden sein:

1. Sie bleiben in Ruhelage und werden lediglich etwas gehoben, so daß ein Zwischenraum zwischen Flügelunterseite und Abdomen entsteht. Dann streichen die Hinterbeine an den Flügelunterseiten entlang wie bei den Tenthredinidae.
2. Die Schlupfwespe legt beide Flügelpaare mit ihren Oberseiten seitlich an das Abdomen; dann streichen die Hinterbeine über die Unterseiten.
3. Beide Flügelpaare sind mit den Oberseiten unterhalb des Abdomens aneinander gelegt; dann streichen die Hinterbeine über die ihnen zugewandte Flügelunterseite. Es handelt sich also, von den Hinterbeinen aus gesehen, um die gleiche Bewegung wie beim entsprechenden Putzen der Flügeloberseiten.

Auch gleichzeitiges Säubern der Ober- und Unterseiten der Flügel einer Körperhälfte konnte ich beobachten. Die Rolle der Hinterbeine ist dabei die gleiche wie sonst, doch stellt das Tier in diesem Fall nur den Vorder- und Hinterflügel einer Körperseite unter das Abdomen (Abb. 4 c).

Bei keiner Ichneumonidenart beobachtete ich alle beschriebenen Formen des Flügelputzens zugleich; doch sind die Varianten in der Regel auch nicht auf eine einzige Unterfamilie beschränkt. Die auffallenden Unterschiede zwischen den einzelnen Formen des Flügelputzens sind durch die große Beweglichkeit des Abdomens bedingt. Die Hinterbeine dagegen führen bei jeder Flügelstellung stets die gleiche Bewegung aus.

i) Gesamtputzvorgang und Putzfreudigkeit.

Auch bei den Ichneumoniden treten Kombinationen von Putzhandlungen auf: Putzen einer Antenne durch ein Vorderbein und gleichzeitiges Säubern des Vorderbeins der Gegenseite durch die Mundwerkzeuge kommt sehr häufig vor, wenn auch nicht mit der gleichen Regelmäßigkeit wie bei *Formica*. Bisweilen sah ich auch Putzen der Mandibeln durch ein Vorderbein und gleichzeitiges Säubern des Vorderbeins der Gegenseite durch die Mundwerkzeuge.

Eine feste Reihenfolge der einzelnen Putzhandlungen beim Gesamtputzvorgang besteht auch hier nicht. Bestimmte Putzhandlungen folgen jedoch mit einer gewissen Regelmäßigkeit aufeinander: Putzen der Mundwerkzeuge oder der Antennen und gegenseitiges Säubern der Vorderbeine, ferner Abdomen- oder Fühlerputzen und gegenseitiges Reinigen der Hinterbeine.

Die Ichneumoniden sind von allen Hymenopteren am putzfreudigsten (durchschnittlich 36 Putzbewegungen in 10 Minuten).

C. Aculeata - Stechwespen.

Bei den Aculeaten bildet sich eine bestimmte Art des Putzens immer klarer heraus: die Weitergabe des Schmutzes von vorne nach hinten. Bei den Apiden entsteht daraus schließlich ein mehr oder minder regelmäßig ausgeführter Gesamtputzvorgang, der im Dienste des Nahrungserwerbs für die Nachkommenschaft zu den Pollensammelbewegungen spezialisiert wird. Das Flügelputzen erfolgt mit Ausnahme der auch in anderer Beziehung den Symphyten noch am nächsten stehenden Formiciden fast stets seitlich am Abdomen.

Familie: Formicidae — Ameisen.

Arten:

Formica rufa L. ♂ (Seewiesen bei Starnberg);

Formica rufa L. ♀ (Forstenrieder Park bei München; Weiden/Opf.);

Formica rufa L. ♀ (Weiden/Opf.);

Lasius niger L. ♀ (Weiden/Opf.);

Camponotus ligniperda Latr. ♀ (Lusen/Bayer. Wald; Weiden/Opf.).

Putzhandlungen:

Bei *Camponotus* und *Lasius* zeigen sich gegenüber der bereits ausführlich behandelten *Formica* einige Abweichungen: Das Putzen beider Antennen erfolgt bei *Lasius* auch durch beide Vorderbeine gleichzeitig; Fühlerputzen und Beinputzen durch die Mundwerkzeuge sind hier also nicht so regelmäßig wie bei *Formica* zu einem Komplex verbunden. Vereinzelt sah ich bei *Lasius* ein Säubern der Thoraxoberseite durch die Vorderbeine. Die Bewegung geschieht genau so wie das Kopfputzen bei *Formica*, nur setzen die Beine mit dem Streichen bereits auf der Thoraxoberseite an. Sowohl bei *Camponotus* wie bei *Lasius* finden sich bereits Anklänge an den höher entwickelten Gesamtputzvorgang der Apiden: Der Schmutz wird vom Vorderbein an das Mittelbein und vom Mittelbein an das Hinterbein jeweils der gleichen Körperseite weitergegeben. Doch fehlt die für die Apiden bezeichnende Regelmäßigkeit der Aufeinanderfolge.

Familie: Sphecidae — Grabwespen.

Arten:

Diodontus minutus F. ♀ (Weiden/Opf.);

Passalvecus brevicornis Mor. ♀ (Weiden/Opf.).

Putzhandlungen:

Putzen der Hinterbeine kann durch gegenseitiges Reiben von Mittel- und Hinterbein der gleichen Körperseite erfolgen, es kommt aber auch das bekannte gegenseitige Reinigen der Hinterbeine vor. Beim Säubern der Flügeloberseiten legt das Tier die Flügel mit den Unterseiten an das Abdomen, worauf wie bei den Ichneumonidae das Hinterbein der gleichen Körperseite die Streichbewegung ausführt (ich beobachtete nur Putzen durch ein Hinterbein). Ein ausgeprägter Gesamtputzvorgang mit festgelegter Folge fehlt. Doch zeigt ein Säubern der Mittelbeine durch die Hinterbeine eine gewisse Tendenz in dieser Richtung. Sonst entspricht das Putzverhalten weitgehend dem der Tenthredinidae.

Familie: Pompilidae — Wegwespen.

Arten:

Dipogon hircanus F. ♀ (Weiden/Opf.);
Priocnemis coriaceus Dahlb. ♀ (Weiden/Opf.);
Anoplius fuscus L. ♀ (Weiden/Opf.).

Putzhandlungen:

Von den unten angeführten Abweichungen abgesehen entspricht das Putzverhalten dem der Sphecidae. Die Vorderbeine zieht das Tier beim Säubern abwechselnd, vereinzelt auch gleichzeitig, durch die Mundwerkzeuge. Gegenseitiges Reinigen der Vorderbeine beobachtete ich nur bei *Anoplius fuscus*. Das Putzen der Mittelbeine kann durch beide Hinterbeine geschehen; vereinzelt sah ich bei *Anoplius fuscus* ein Säubern des Mittel- und Hinterbeins einer Körperseite durch beide Vorderbeine wie bei *Formica*. In der Regel aber reiben die Hinterbeine aneinander Putzen der Flügel mit den Hinterbeinen beobachtete ich nur bei *Anoplius fuscus*: Die Flügel liegen dabei seitlich am Abdomen, wobei entweder die Oberseiten oder die Unterseiten nach außen gewendet sind. An Kombinationen von Putzhandlungen sah ich gleichzeitiges Putzen einer Antenne durch das ihr zugeordnete Vorderbein und Säubern des Vorderbeins der Gegenseite durch die Mundwerkzeuge. Der Bewegungsablauf entspricht dem bei *Formica*, tritt aber nicht so regelmäßig wie bei den Ameisen auf. Ein genau festgelegter Gesamtputzvorgang besteht nicht; doch weist das erwähnte Säubern eines Mittelbeins durch die Hinterbeine auf das Putzschema der Apiden hin.

Familie: Vespidae — Faltenwespen.

Arten:

Dolichovespula silvestris Scop. ♂ (Weiden/Opf.);
Dolichovespula vulgaris L. ♀ (Weiden/Opf.);
Dolichovespula germanica F. ♀ (Weiden/Opf.);
Dolichovespula rufa L. ♀ (Spiegelau/Bayr. W.; Weiden/Opf.; Regensburg);
Dolichovespula saxonica F. ♂ (Lusen/Bayer. Wald);
Dolichovespula saxonica F. ♀ (Weiden/Opf.).

Putzhandlungen:

Die Putzfreudigkeit ist groß: in 10 Minuten durchschnittlich 32 Putzhandlungen. Putzen der Antennen durch die Vorderbeine ist besonders häufig (ca. 48 %). Das Reinigen des Kopfes und der Mandibeln gleicht dem von *Formica*. Ein Säubern des Thorax, allerdings nur der vorderen Teile seiner Dorsalseite, kommt vor. Das Tier senkt den Kopf; dann streichen die Vorderbeine von hinten innen nach vorne außen über den Thorax; die Bewegung geht meist in Kopfputzen über. Die Hinterbeine besorgen, wie üblich, das Reinigen des Abdomens. Das zu putzende Vorderbein wird abwechselnd links und rechts tarsalwärts durch die Mundwerkzeuge gezogen; gleichzeitiges Säubern beider Vorderbeine ist nicht so häufig. Ferner kann der Schmutz auch durch gegenseitiges Reiben der Vorderbeine aneinander entfernt werden. Die Mittelbeine sind in der Regel am Putzvorgang nicht beteiligt; vereinzelt beobachtete ich an

Dolichovespula silvestris gegenseitiges Reiben von Hinter- und Mittelbein der gleichen Körperseite, sowie Einbeziehung des Mittelbeins in das gegenseitige Reiben der Hinterbeine aneinander und an *Dolichovespula saxonica* gegenseitiges Reiben von Vorder- und Mittelbein der gleichen Körperseite. Säubern der Flügel ist selten: Die Wespe legt die Flügel an die Abdomenseiten; dann streichen eines oder beide Hinterbeine an ihnen von vorne oben nach hinten unten. Die Flügel bleiben dabei entweder zusammengeklappt oder werden entfaltet. Auch Kombinationen von Putzhandlungen kommen vor: Fortsetzen des Kopfputzens über die Antennen oder der Säuberung der Thoraxoberseite nach dem Kopf zu. Am bedeutendsten ist das Putzen einer Antenne durch das ihr zugeordnete Vorderbein und das gleichzeitige Reinigen des Vorderbeins der Gegenseite durch die Mundwerkzeuge. Die Bewegungen folgen allerdings nicht so regelmäßig wie bei *Formica* aufeinander, da bei den Vespiden meist beide Antennen gleichzeitig durch die Vorderbeine gesäubert werden. Ein Gesamtputzvorgang, der in seiner Abfolge streng eingehalten wird, ist nicht vorhanden; doch werden einzelne Putzhandlungen häufig nacheinander ausgeführt: Säuberung der Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge sowie gelegentlich gegenseitiges Putzen der Vorderbeine erfolgt oft nach Reinigen des Kopfes, der Augen oder des Thorax. Nach Säubern des Abdomens beobachtete ich meist ein gegenseitiges Reiben der Hinterbeine aneinander, ebenso nach Putzen der Flügel. Unterschiede im Putzverhalten zwischen Männchen und Weibchen, sowie zwischen Königinnen und Arbeiterinnen konnte ich nicht feststellen.

Familie: Apidae — Blumenwespen.

Arten:

I. Soziale Apiden.

Apinae:

Apis mellifica L. ♀

Bombinae:

Bombus hortorum Latr. ♂ (Weiden/Opf.);

Bombus hortorum Latr. ♀ (Weiden/Opf.);

Bombus agrorum F. ♀ (Weiden/Opf.);

Bombus agrorum var. *fasciatus* Scop. ♂ (Weiden/Opf.);

Bombus silvarum L. ♂ (Weiden/Opf.);

Bombus silvarum L. ♀ (Weiden/Opf.; Regensburg);

Bombus silvarum L. ♀ (Weiden/Opf.);

Bombus equestris F. ♀ (Weiden/Opf.);

Bombus lapidarius L. ♀ (Weiden/Opf.; Regensburg);

Bombus lapidarius L. ♀ (Weiden/Opf.; Regensburg);

Bombus terrestris L. ♀ (Weiden/Opf.);

Bombus terrestris L. var. *cryptarum* F. ♀ (Weiden/Opf.);

Bombus lucorum L. ♂ (Weiden/Opf.);

Bombus lucorum L. ♀ (Weiden/Opf.);

Bombus sorroensis F. ♂ (Weiden/Opf.);

Bombus pratorum L. ♂ (Weiden/Opf.).

II. Solitäre Apiden.

Beinsammler:

Colletes daviesamus Sm. ♀ (Weiden/Opf.);
Halictus minutus K. ♂ (Weiden/Opf.);
Halictus tumulorum L. ♀ (Regensburg);
Halictus smeathmanellus K. ♀ (Weiden/Opf.);
Halictus leucosoni Schrk. ♀ (Regensburg);
Halictus albipes F. ♀ (Regensburg);
Halictus punctatissimus Schrk. ♀ (Weiden/Opf.);
Andrena saundersella Perk. ♀ (Parkstein/Opf.);
Andrena haemorrha F. ♀ (Weiden/Opf.);
Andrena nitida Geoffr. ♀ (Regensburg);
Andrena subopaea Ngl. ♂ (Neustadt/WN);
Andrena subopaea Ngl. ♀ (Weiden/Opf.);
Andrena willkella K. ♂ (Regensburg);
Andrena willkella K. ♀ (Regensburg);
Eucera longicornis L. ♂ (Regensburg).

Bauchsammler:

Osmia rufa L. ♀ (Regensburg);
Eriades fuliginosus Pz. ♀ (Weiden/Opf.).

III. Parasitäre Apiden.

Psithyrus campestris Pz. ♂ (Weiden/Opf.);
Psithyrus rupestris F. ♂ (Weiden/Opf.);
Psithyrus bohemicus S. ♂ (Riedlhütte/Bayer. Wald);
Nomada lathburiana K. ♀ (Parkstein/Opf.);
Nomada fulvicornis F. ♂ (Parkstein/Opf.).

Putzhandlungen:

Das Putzverhalten der Apiden ist von besonderer Bedeutung, weil es in engem Zusammenhang mit dem Pollensammeln der Weibchen steht.

1.) Das eigentliche Putzen.

a) Putzen der Antennen.

Entsprechend der biologischen Bedeutung der Antennen nimmt ihre Säuberung einen breiten Raum ein (bei *Bombus* ca. 24% aller Putzhandlungen). Die Fühler werden durch die Putzscharte (Abb. 1 e f) der Vorderbeine zuweilen gleichzeitig auf beiden Seiten, häufiger jedoch nur einseitig, in der üblichen Weise gereinigt. *Eucera* putzt die Fühler, die länger sind als der ganze Körper, in gleicher Weise wie die Ichneumoniden mit sehr langen Antennen (Abb. 5 b).

b) Putzen der Mundwerkzeuge.

Die meisten Teile der Mundwerkzeuge sind bedeutend verlängert und bilden den Nektarsaugapparat. So können die Bienen auch bei langen Blütenröhren den Nektar erreichen; besonders bei den Hummeln erreicht der Saugrüssel eine beachtliche Länge. Gesäubert werden hauptsächlich die Maxillen und Labialtaster, die der ausgestreckten Zunge

fest angelegt sind. Das Tier senkt den Kopf und legt die Vorderbeine an bzw. um die Maxillen; dann streichen die Vorderbeine von deren Basis zur Spitze. Fast stets sind beide Vorderbeine beteiligt: Nur so kann wohl eine wirksame und gründliche Säuberung erreicht werden. Bei *Halictus tumulorum* beobachtete ich auch ein Putzen der inneren Teile der Mundwerkzeuge unter Spreizen der Maxillen. Das Putzen der Mundwerkzeuge ist nicht allzu häufig und tritt besonders nach Nahrungsaufnahme auf (Abb. 4 d).

c) Putzen des Kopfes und der Augen.

Der Kopf wird etwas gesenkt; dann streichen die Vorderbeine meist gleichzeitig von hinten innen nach außen unten über die seitlichen Teile des Kopfes und säubern dabei die Facettenaugen; gelegentlich putzt auch nur ein Vorderbein. Die Bewegung kann weit oben und hinten einsetzen; dann wird auch die Kopfoberseite mit den Ocellen erfaßt.

d) Putzen des Thorax.

Das Tier hebt die Mittelbeine und streicht mit deren Tarsen von hinten innen nach vorne außen über den vorderen Teil der Dorsalseite des Thorax. Nicht geputzt wird der hintere, von den Flügeln bedeckte Teil der Dorsalseite. Bei *Apis* fehlt nach BEEKEN die Säuberung des Notums. Das Sternum wird ebenfalls von den Mittelbeinen gereinigt: Die Tarsen der Mittelbeine streichen von der Mitte nach außen. Bei solitären Apiden tritt Putzen des Thorax nur vereinzelt auf.

e) Putzen des Abdomens.

Die Biene neigt das Abdomen etwas nach unten; dann streichen beide Hinterbeine hauptsächlich mit den Bürsten der Metatarsen an seinen beiden Seiten von vorne oben nach hinten unten, mitunter nur ein kurzes Stück, worauf der Vorgang sehr rasch hintereinander mehrmals wiederholt wird. Die Bewegung geschieht entweder durch beide Hinterbeine gleichzeitig oder abwechselnd. Geputzt werden vor allem die seitlichen Teile des Abdomens, wo die Stigmen liegen; doch können auch die Randgebiete der Abdomenunterseite teilweise gesäubert werden. Wenn die Bewegung sehr weit oben einsetzt, wird auch ein erheblicher Teil der Oberseite gereinigt. Das Putzen der eigentlichen Abdomenunterseite tritt nur bei den solitären Apiden etwas mehr hervor: Bei *Andrena haemorrha* sah ich ein Streichen der Vorderbeine an der Abdomenunterseite von vorne innen nach hinten außen; bei *Colletes* und *Andrena* reiben Unterseite und Hinterbein aneinander. Die Häufigkeit des Abdomenputzens beträgt bei *Bombus* ca. 29 % aller Putzhandlungen.

f) Putzen der Beine.

Die Vorderbeine säubern sich durch gegenseitiges Reiben aneinander. Diese Bewegung ist aber nicht häufig (bei *Bombus* ca. 2%). Ein Putzen der Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge gibt es bei den Apiden nicht, da diese zum Saugrüssel umgebildet sind. Dafür ist die Säuberung der Vorder- durch die Mittelbeine besonders ausgebildet. Die Biene knickt das Mittelbein zwischen Tibia und Tarsus ein und legt das Vor-

derbein in diesen Knick; dann wird das Vorderbein nach oben gezogen und das Mittelbein nach unten gedrückt (Abb. 4 e). Stets putzt das jeweilige Mittelbein das Vorderbein der gleichen Körperseite. Die Häufigkeit dieser Bewegung beträgt bei *Bombus* ca. 6%. Meist streifen die Mittelbeine dann den Schmutz an den Hinterbeinen ab. Diese Bewegung ist in der mannigfachsten Weise ausgeprägt: Beide Hinterbeine können beteiligt sein oder nur eines, ebenso ein oder beide Mittelbeine. Ferner kann es sich mehr um ein Abstreifen eines oder beider Mittelbeine an den Hinterbeinen handeln, häufig sind aber auch die letzteren der aktive Teil. Gelegentlich sah ich sogar gegenseitiges Säubern der Mittelbeine. Die Hinterbeine werden beim Putzen unter das Abdomen gestellt; dann reiben sie aneinander, wobei der Schmutz vor allem durch die Haare der Bürsten ausgekämmt wird.

g) Putzen der Flügel.

Das Säubern der Flügel erfolgt in der Regel wie bei den Pompilidae. Es macht bei *Bombus* ca. 7% aller Putzhandlungen aus.

h) Gesamtputzvorgang.

Das Sichputzen aller Apiden geht nach einem bestimmten Schema vor sich; es schreitet von vorne nach hinten fort. Man kann folgende Phasen unterscheiden:

1. Zunächst putzen die Vorderbeine den Kopf, die Antennen oder den Saugrüssel.
2. Anschließend säubern sich in seltenen Fällen die Vorderbeine gegenseitig. Meist aber gibt jedes Vorderbein den Schmutz an das Mittelbein der gleichen Körperseite weiter.
3. Nur ganz vereinzelt putzen sich die Mittelbeine gegenseitig, fast stets streifen sie den Schmutz an den Hinterbeinen ab.
4. Von den Hinterbeinen wird er schließlich durch Reiben mit Hilfe der Bürsten der Metatarsen ausgekämmt und endgültig vom Körper entfernt.

Dieser Gesamtputzvorgang erfährt bisweilen einige Umgestaltungen. So putzen mitunter die Mittelbeine den Kopf oder den Thorax. In diesen Fällen läuft der Gesamtputzvorgang erst von den Mittelbeinen an nach hinten. Streifen die Hinterbeine den Schmutz unmittelbar vom Abdomen oder von den Flügeln ab, so folgt nur noch gegenseitiges Reiben der Hinterbeine aneinander. Während der Schmutz nach hinten weitergegeben wird, beginnt häufig vorn wieder ein neuer Putzvorgang: Die Vorderbeine beginnen zwischen den einzelnen Phasen, vereinzelt sogar während derselben, wieder mit einem Putzen des Kopfes, der Antennen oder der Mundwerkzeuge, besonders dann, wenn der Beschmutzungsreiz stark ist. Die zentralnervöse Automatisierung des Gesamtputzvorgangs dürfte nach der Schilderung BEEKENS bei *Apis* am weitesten fortgeschritten sein, während bei *Bombus* und noch mehr bei den primitiven solitären Apiden wie *Colletes* die erwähnten Abweichungen und Störungen der Reihenfolge nicht selten sind.

Als Beispiel für einen Gesamtputzvorgang ein Protokoll von *Colletes daviesamus* ♀:

$$\left(\begin{array}{l} B_{3l} \rightarrow Ab_{sl} \\ B_{3r} \rightarrow Ab_{sr} \end{array} \right),$$

$$\left(\begin{array}{l} B_{1l} \rightarrow (K_l + F_{\bar{l}}) \\ B_{1r} \rightarrow (K_r + F_{\bar{r}}) \end{array} \right),$$

$$\left(\begin{array}{l} B_{2l} \rightarrow B_{1l} \\ B_{2r} \rightarrow B_{1r} \end{array} \right),$$

$$\left(\begin{array}{l} B_{3l} \rightarrow B_{2l} \\ B_{3r} \rightarrow B_{2r} \end{array} \right),$$

$$\left(\begin{array}{l} B_{3l} \rightarrow Ab_{sl} \\ B_{3r} \rightarrow Ab_{sr} \end{array} \right),$$

$$\left(\begin{array}{l} B_{3l} \rightarrow B_{3r} \\ B_{3r} \rightarrow B_{3l} \end{array} \right);$$

i) Putzfreudigkeit.

Die Apiden sind mäßig putzfreudig; *Bombus* führt im Durchschnitt 26 Putzhandlungen in 10 Minuten aus.

k) Unterschiede im Putzverhalten zwischen den Geschlechtern und Ständen.

Außer dem Hinzukommen der Pollensammelvorgänge bei Weibchen bzw. Arbeiterinnen konnten keine nennenswerten Unterschiede im Putzverhalten zwischen den Geschlechtern und Ständen festgestellt werden. Nur bei *Apis* sind nach BEEKEN die Verschiedenheiten etwas stärker ausgebildet, wie sich in einer größeren Putzträgheit und einem Beschränken des Putzens auf die vordere Körperhälfte bei Männchen und Königinnen zeigt.

2.) Das Pollensammeln, als Sonderform eines Putzvorgangs.

Bei tierischem Verhalten herrscht im allgemeinen die Tendenz vor, keine grundsätzlich neuen Verhaltensweisen einzuführen, sondern die bereits festgelegten Bewegungen so abzuändern oder auszubauen, daß sie besonderen Ansprüchen genügen. Ein interessantes Beispiel dafür ist das Pollensammeln der Apidenweibchen. Die Aufspeicherung des Pollens am Körper im Dienste der Versorgung der Nachkommenschaft mit Nahrung hat bekanntlich bei den einzelnen Bienengattungen eine verschiedenartige Ausprägung erfahren im Zusammenhang mit verschiedenen Formen der Behaarung. Bei den Urbienen werden die gesamten Körperhaare gleichmäßig zur Aufnahme des Pollens benützt; bei den höheren Apiden sind dagegen bestimmte Körperteile dafür

spezialisiert. Entweder dienen hauptsächlich die verlängerten Haare der Abdomenunterseite der Aufnahme des gesammelten Pollens (Bauchsammler) oder es erfüllen die verlängerten Haare an verschiedenen Abschnitten der Hinterbeine diese Aufgabe (Beinsammler). Im Einzelnen kann man unterscheiden zwischen Schenkelsammlern und Schienensammlern. Von den letzteren sind die Angehörigen der Gattung *Bombus* (♀ und ♂) und *Apis* (♀) als sogenannte Körbchensammler am höchsten spezialisiert.

Es zeigt sich, daß die Bewegungen, die der Pollenaufspeicherung dienen, eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Gesamtputzvorgang der Apiden besitzen, wie er im vorigen Abschnitt beschrieben wurde; Auch der Pollen wird in gleicher Weise wie Schmutz von vorne nach hinten weitergegeben. Wir müssen uns daher fragen, ob diese Ähnlichkeit nur zufällig ist, oder ob die beiden Bewegungsfolgen sich voneinander ableiten lassen.

a) Wie kommt der Pollen an den Körper des Insekts?

Bei den insektenblütigen Pflanzen kleben die Pollenkörner durch den Pollenkitt, der aus ölartigen oder ähnlichen Stoffen besteht, aneinander und bilden eine krümelige Masse. So bleibt der Pollen leicht am Bienenkörper, besonders an den behaarten Teilen, hängen. Dieser Vorgang wird gefördert durch Herumwühlen zwischen den Staubgefäßen; auch stößt die Biene, wenn ihr Saugrüssel sich in die Blüte senkt, mit anderen Teilen ihres Körpers an höherstehende Staubblätter. Wenn die aktiven Bewegungen des Tieres also auch eine gewisse Rolle spielen, so gelangt der Pollen doch grundsätzlich auf die gleiche Weise an den Körper des Insekts wie jeder andere Schmutzstoff; in vielen Fällen erfolgt seine Aufnahme nur als eine mit dem Nektarsaugen verbundene, unvermeidliche Beschmutzung.

b) Wie kommt der Pollen in die Sammelorgane?

Bei der Weitergabe des am Körper haftenden Pollens verhalten sich Bein- und Bauchsammler zunächst völlig gleich: Der Kopf, die Augen und die Antennen werden von den Vorderbeinen gesäubert; diese werden durch einen Knick zwischen Tarsus und Tibia des Mittelbeins der gleichen Körperseite gezogen, das dabei den Pollen aufnimmt; dabei greifen häufig die Mittelbeine etwas nach vorne. Das Säubern des Thorax geschieht durch die Mittelbeine; meist wird nur die Thoraxoberseite, vereinzelt auch die Thoraxunterseite gereinigt. Das Säubern des Abdomens und der Flügel besorgen unmittelbar die Hinterbeine: Sie streichen bisweilen mit der Metatarsusinnenseite sehr heftig von oben nach unten am Abdomen, das durch Auf- und Abwärtsbewegungen mitunter das Auskämmen des Pollens unterstützt. Diese Bewegungen lassen sich besonders schön bei verhältnismäßig primitiven Apiden wie *Colletes* beobachten. Der Pollen wird also stets von dem Bein aufgenommen, das auch Schmutzstoffe von dem betreffenden Körperteil entfernen würde; auch die Weitergabe des Pollens entspricht völlig dem Gesamtputzvorgang der Apiden. Schon dies weist darauf hin, daß das Pollensammeln tatsächlich eine Spezialform des Gesamtputzvor-

gangs darstellt, und daß die zentralnervöse Steuerung des Pollensammelns von der eines Putzvorgangs nicht wesentlich verschieden ist: Der am Körper klebende Pollen wirkt in gleicher Weise als Putzhandlungen auslösender Reiz wie etwa klebrige Zuckerlösung.

Es wurde auch schon die Auffassung vertreten, die Weitergabe des Pollens erfolge nicht vom Vorder- an das Mittelbein der gleichen Körperseite, sondern vom linken Vorder- an das rechte Mittelbein, vom rechten Mittelbein an das linke Hinterbein und umgekehrt. Die Untersuchungen BEEKENS an *Apis* und meine Beobachtungen an solitären Apiden und *Bombus* zeigten jedoch nichts, was eine solche Annahme rechtfertigen würde.

Erst bei der eigentlichen Unterbringung des Pollens an den Sammelorganen zeigen sich gegenüber dem normalen Gesamtputzvorgang einige bezeichnende Unterschiede:

Beinsammler: *Colletes* ist eine primitive Gattung, bei der die Behaarung noch ziemlich gleichmäßig über Abdomen und Extremitäten verteilt ist. Vorwiegend Schenkelsammler mit deutlich ausgebildeter Haarlocke am Trochanter sind fast alle von mir beobachteten *Andrena*-Arten; nur bei *Andrena willkella* und *Andrena saundersella* ist die Schienenbürste sehr stark entwickelt, während die Locke am Trochanter nur schwach hervortritt. Bei den *Halictus*-Arten ist die Schenkelbürste wesentlich schwächer als bei *Andrena*; bei manchen Arten (*Halictus tumulorum*, *Halictus leucosonius*) tritt sie gegenüber der Schienenbürste weit zurück. Eine scharfe Grenze zwischen Schenkel- und Schienensammlern läßt sich nicht ziehen, da die Sammelhaare im allgemeinen nicht ausschließlich auf einzelne Teile des Beins beschränkt sind. Nur bei den Körbchensammlern wird der Pollen ausschließlich an der Tibiaaußenseite aufgespeichert. Damit stimmt überein, daß keine spezifischen Unterschiede in der Pollenweitergabe zwischen ausgesprochenen Schenkelsammlern und anderen Typen festzustellen sind. Ein Teil des Pollens bleibt beim Kriechen über die Blüten und dem Streichen der stark behaarten Hinterbeine an den Staubblättern unmittelbar an den Sammelhaaren hängen. Den von der vorderen Körperhälfte zurückgegebenen Pollen streifen die Mittelbeine an den Innenseiten der Hinterbeine ab (meist nicht gleichzeitig auf beiden Seiten). Mitunter sah ich auch ein Streichen des Mittelbeins an der Außenseite des Hinterbeins. Ferner kommt auch Abstreifen des Pollens von den Mittelbeinen, die dabei nach hinten gestreckt werden, durch die Hinterbeine vor. Vom Abdomen wird der Pollen durch die Hinterbeine, hauptsächlich durch die Innenseite ihrer Metatarsen, entfernt. Anschließend streichen häufig die Hinterbeine aneinander, ein Vorgang, an dem auch die Mittelbeine beteiligt sein können. Vermutlich sind dabei, im Gegensatz zu dem noch zu besprechenden Entfernen des Pollens vom Körper oder dem gegenseitigen Säubern der Hinterbeine von anhaftendem Schmutz, die Winkel zwischen den aneinander streichenden Beinen ziemlich groß, so daß der Pollen nicht weggeschleudert und ausgekämmt, sondern an den Beinen abgestreift und mit Hilfe der Sammelhaare festgehalten wird. Da diese Vor-

gänge mit großer Geschwindigkeit ablaufen, ist hier eine eindeutige Aussage ohne Filmanalyse nicht möglich. Es ist aber anzunehmen, daß sich diese Bewegung aus dem bei fast allen Hymenopteren, besonders des Aculeaten, auftretenden gegenseitigem Putzen der Hinterbeine entwickelt hat. Die am höchsten spezialisierten Beinsammler sind die Körbchensammler, die Spezialinstrumente (Knetzange, Fersenhenkel, Tibiakamm) haben, um den Pollen ins Körbchen zu bringen. *Apis* wurde von BEEKEN eingehend untersucht; meine Beobachtungen an *Bombus* stimmen mit seinen Ergebnissen überein: Durch gegenseitiges Reiben der Hinterbeintarsen gelangt der Pollen in die Knetzange und wird von hier aus in die Körbchen geschoben. Auch diese Bewegung hat sich wohl aus gegenseitigem Reiben der Hinterbeine entwickelt. **Bauchsammler:** Sie sind sicher ebenfalls als hochspezialisiert anzusehen. Damit wird es zusammenhängen, daß beim Füllen der Bauchbürste nicht so sehr Putzbewegungen, sondern spezifische, dem Pollenerwerb dienende Bewegungen im Spiele sind. Zwar kommt es vor, daß die Hinterbeine, die den Pollen auf dem beschriebenen Wege erhalten, diesen in die Bauchbürste hineinzustreichen suchen. Der größte Teil des Pollens aber wird unmittelbar vom Abdomen aufgenommen. Dabei spielt das Vor- und Rückwärtskriechen der Tiere auf den Blüten eine gewisse Rolle; in der Hauptsache aber geschieht die Aufnahme des Pollens nicht durch Bewegungen des ganzen Insekts, sondern lediglich des Abdomens. Es wird schräg nach unten gestellt und führt Auf- und Abwärtsbewegungen zwischen den Staubblättern, seltener auch Vor- und Rückwärtsbewegungen aus (Abb. 4 f). Dieses Verhalten, das sich nicht aus dem Gesamtputzvorgang der Apiden entwickelt haben kann, ist jedoch nicht ausschließlich den Bauchsammlern eigen. Auch bei anderen Apiden findet sich beim Pollensammeln und Nektarsaugen eine ähnliche Körperhaltung wie bei den Bauchsammlern. Sie hilft dem Tier wohl, sich fester an die Blüte anzuschmiegen, hat aber z. B. bei *Andrena* zur Folge, daß Pollen an den Sammellocken hängen bleibt. Auch Auf- und Abwärtsbewegungen des Abdomens kommen bis zu einem gewissen Grad vor. Diese Körperhaltung und Bewegungsweise ist bei den Bauchsammlern infolge der besonderen Ausprägung der Bauchbehaarung in den Dienst der Pollenaufnahme gestellt. Die Vor- und Rückwärtsbewegungen des Abdomens gehen wohl auf die Atembewegungen zurück, die auch bei den anderen Apiden sehr deutlich zu beobachten sind.

c) Wie wird der Pollen aus den Sammelorganen entfernt?

Das Entfernen des Pollens aus den Sammelorganen konnte ich an gekäfigten Beinsammlern (*Halictus tumulorum*, *Halictus leucosonius*) und Bauchsammlern (*Osmia rufa*, *Eriades fuliginosus*) beobachten. Da sie ihr Nest nicht mehr aufsuchen konnten, entfernten sie den Pollen nach einiger Zeit auch außerhalb desselben; sie saßen dabei meist am Boden des Beobachtungsglases. Im Nest erfolgt der Vorgang wohl auf ähnliche Weise. Die Bewegungsfolge ist in den Grundzügen bei Beinsammlern und Bauchsammler gleich.

Beinsammler: Beide Hinterbeine reiben aneinander; dadurch gelangt der Pollen schließlich an die Tarsen und wird nun durch gegenseitiges Reiben der letzteren distalwärts in kompakter Masse ausgestoßen. Die vom Körper entfernten Pollenklumpen können über 1 mm Länge haben. Bei diesem Vorgang werden oft die Mittelbeine zu Hilfe genommen, die durch Streichen an den Hinterbeinen das Entfernen des Pollens unterstützen und auch mehr basalwärts sitzende Pollenmassen erreichen können.

Bauchsammler: Durch heftige Streichbewegungen der Hinterbeine, vor allem der Innenseiten der Tibien und Metatarsen, wird der Pollen aus der Bauchbürste ausgekämmt. Den zum großen Teil nun an den Hinterbeinen haftenden Pollen entfernen diese in gleicher Weise wie die Beinsammler. In den Grundzügen entspricht auch dieses Entfernen des Pollens dem von Schmutz, da auch im letzterem Fall die Mittelbeine aktiv in das Putzgeschehen eingreifen können (Seite 36).

Zusammenfassend läßt sich sagen: Die Spezialsammelapparate liegen ziemlich weit hinten am Körper. Der Pollen wird daher in gleicher Weise wie der Schmutz von vorne nach hinten weitergegeben. Es gibt allerdings einige bezeichnende Unterschiede:

1. Spezialsammelapparate erfordern Spezialbewegungen. Sie sind am ausgeprägtesten bei den Körbchensammlern und hier gut bekannt. Dennoch kann man mit Ausnahme der Pollenaufnahme durch die Bauchbürste der Bauchsammler alle Elemente dieser Spezialbewegungen auf Putzbewegungen innerhalb des Gesamtputzvorgangs zurückzuführen.

2. Sehr auffallend ist, daß beim Pollensammeln die Endphase der Säuberung zunächst fehlt; sie wird im allgemeinen erst im Nest nachgeholt. Der Pollen wirkt also, wenn er sich an den Sammelorganen befindet, nicht sogleich als Putzhandlungen auslösender Reiz: Es ist daher wohl anzunehmen, daß das für die Putzvorgänge zuständige Automatiezentrum im Laufe der Phylogenese eine gewisse Umwandlung in seiner Reaktionsweise erfahren hat. Grundsätzlich ist jedoch das Pollensammeln als Putzvorgang aufzufassen, der aber durch die erwähnten geringfügigen Änderungen neuen biologischen Zwecken dienstbar gemacht wurde.

3.) Die Putzvorgänge bei den Schmarotzerbienen.

Die Putzhandlungen gleichen denen der übrigen Apiden. Bei den Weibchen fehlen jedoch die eigentlichen Pollensammelvorgänge. Auch die Hilfsapparate für das Pollensammeln sind sekundär zurückgebildet. *Psithyrus* ist im Vergleich zu *Bombus*, von dem es wohl abzuleiten ist, putzträge.

2. Die Putzhandlungen der Hymenopteren in ihren Beziehungen zu Morphologie, Systematik und Phylogenese.

Wenn wir bedenken, daß die Hymenopteren eine sehr arten- und formenreiche Gruppe sind, so ist die Übereinstimmung in den Putzhandlungen groß. Neben wohl im Biologischen begründeten Unter-

schieden in der Häufigkeit der einzelnen Putzhandlungen, treten, meist bedingt durch Veränderung der körperlichen Merkmale, auch Abwandlungen der Putzhandlungen selber auf. Dafür einige Beispiele:

Im Normalfall streichen Ichneumoniden und Apiden beim Putzen einer Antenne mit dem entsprechenden Vorderbein von deren Basis zur Spitze. Sobald das Vorderbein das Antennenende erreicht hat, schnellt sie in ihre alte Lage zurück. Fehlt der vordere Teil des Fühlers, so führt das Vorderbein die Bewegung nur bis zum nunmehrigen Antennenende aus; das zeigte eine Beobachtung an *Ichneumon confusorius* ♂, dem zufällig der vordere Teil des rechten Fühlers zu Verlust gegangen war. Es sind also wie bei *Formica* taktile Reize bei der Steuerung der Putzhandlung tätig. Manche Ichneumonidenarten, sowie bei den Apiden die Gattung *Eucera*, besitzen so lange Antennen, daß das Vorderbein bei weitem nicht in der Lage ist, deren vorderes Ende zu erreichen. In diesem Fall tritt besonders auffallend eine aktive Bewegung der Antenne hinzu. Sie wird in Gegenrichtung zur Streichrichtung des Beins so lange nach oben gezogen, bis ihr Ende das Bein erreicht hat; dann schnellt sie in die Höhe (Abb. 5 a und b). Diese Variation des Antennenputzens erklärt sich daraus, daß jede Putzhandlung aus der eigentlichen Erbkoordination und der Taxiskomponente besteht. Eine Ameise versucht bei Verlust des Vorderbeins dennoch eine Berührung des Amputationsstumpfes mit den Mundwerkzeugen durch Drehen des Kopfes usw. zustandezubringen (Seite 20). Ebenso treten auch hier die Muskeln, die die Antennen bewegen, in Tätigkeit, um eine Berührung aller Teile des Fühlers mit der Putzscharte zu ermöglichen.

Viele Ichneumoniden besitzen nur einen kurzen Legebohrer. Bei seiner Säuberung streichen die Hinterbeine an ihm distalwärts und zwar jedes Hinterbein an der ihm zugewandten Seite (Abb. 5 c). Manche Ichneumoniden aber weisen einen Legebohrer von solcher Länge auf, daß die Hinterbeine sein Ende, wenn er sich passiv verhält, nie erreichen können. Die Beine werden dann nur zusammengelegt und der Legebohrer wird durch Krümmung des Abdomens so lange zwischen ihnen nach vorne und oben gezogen, bis sein Ende die Beine erreicht hat; dann schnellt er in die Höhe (Abb. 5 d). Auch hier wird also trotz der Veränderung der Gestalt des Legebohrers durch eine Bewegung des Abdomens dennoch eine Berührung der gesamten Legeröhre mit den Hinterbeinen ermöglicht. Beiden Vorgängen ist gemeinsam, daß die Putzhandlungen wenigstens in ihrem zentralnervösen Mechanismus unverändert bleiben, aber durch eine Änderung der Form der zu putzenden Organe das Putzgeschehen eine wesentliche Veränderung erfährt.

Durch Abwandlung der Körpergestalt kann es auch zum Ausfall ganzer Putzhandlungen kommen, da sie infolge der Veränderung zu putzender oder putzender Organe unausführbar geworden sind (Ausfall des Flügelputzens bei älteren Weibchen und Arbeiterinnen von *Formica*; Wegfall des Putzens der Vorderbeine durch die Mundwerkzeuge bei den Apiden).

Auffallend ist, daß gewisse Putzhandlungen schon bei primitiven Formen ausgebildet sind, die entsprechenden Hilfsapparate aber erst bei höher entwickelten Gruppen auftreten. Die Organe, die diese Putzhandlungen ausführen, haben also im Laufe der Phylogenese eine weitgehende Umwandlung erfahren. Ein Beispiel dafür ist das Putzen der Antennen durch die Vorderbeine. Diese Bewegung ist bereits bei den Symphyten zu beobachten; doch findet sich bei ihnen am Tibiaende nur ein Sporn; von einer Ausrandung der gegenüberliegenden Seite des Metatarsus sowie von einem Härchensaum ist noch nichts zu sehen. Bei den Ichneumoniden stellte ich schon einen Putzapparat fest: Der Sporn ist etwas gebogen und ihm gegenüber am Metatarsus eine flache Vertiefung ausgebildet; auch ein Härchensaum ist schon vorhanden. Dieser Putzapparat ist dann bei den Formiciden, Vespiden und Apiden durch eine immer tiefere Ausbuchtung des Metatarsus, eine immer stärkere Krümmung des Sporns sowie durch eine Vervollkommnung des Härchensausms weiterentwickelt (Abb. 1 a — f).

Sehr stark schwankt die Putzfreudigkeit; obenan stehen die Ichneumoniden, dann folgen die Vespiden; mäßig putzfreudig sind die Arbeiterinnen von *Formica* sowie die Apiden, während die Tenthrediniden an die letzte Stelle zu setzen sind (Tabelle 6).

Tabelle 6 — Putzfreudigkeit verschiedener Hymenopterenfamilien
(Durchschnittliche Zahl der Putzbewegungen in 10 Minuten).

Tenthredinidae:	Ichneumonidae	Formicidae: (<i>Formica</i> ♂)	Vespidae:	Apidae:	
				Bombus	Psithyrus
8	36	24	32	26	18

Zusammenfassend kann man feststellen, daß bei systematisch verwandten Gruppen auch Übereinstimmung im Putzverhalten besteht. Einige Putzhandlungen sind bei allen Hymenopteren grundsätzlich gleich ausgebildet, so vor allem das Putzen der Antennen. Die drei Unterordnungen zeigen charakteristische Merkmale ihres Putzverhaltens (Seiten 24, 26 und 31), aber auch innerhalb der Unterordnungen weisen die einzelnen Familien beachtliche Unterschiede auf (z. B. die verschiedenen Aculeatenfamilien). Selbst die Gattungen einer Familie können im Putzverhalten noch voneinander abweichen: Besonders deutlich ist dies bei den Formiciden (Seite 31). Vielleicht bestehen auch zwischen den Arten einer Gattung noch Verschiedenheiten; ich konnte solche aber bei der hohen Variabilität des Verhaltens nicht mit Sicherheit feststellen.

Wie entstehen neue Putzhandlungen? Die beobachteten Tatsachen weisen auf zwei Möglichkeiten hin:

1. Vorhandene Putzhandlungen können durch Veränderungen der Größe und Form der zu putzenden oder der putzenden Organe in ihrem äußeren Habitus erheblich verändert werden, wobei allerdings die zentralnervöse Automatie dieser Vorgänge im Wesentlichen gleich bleibt.

2. Auch neue Putzhandlungen können entstehen (z. B. die verschiedenen Formen des Flügelputzens bei den Ichneumoniden oder das Säubern des Abdomens durch die Mundwerkzeuge bei *Formica*). Man könnte sich denken, daß sie zuerst nur ganz selten, kaum merklich, ausgeführt wurden, nach vielen, vielen Generationen, vielleicht infolge einer veränderten Lebensweise, an Häufigkeit immer mehr zunahmen, bis sie schließlich die Oberhand behielten und die ehemals oft ausgeführten Putzhandlungen mehr und mehr zurückdrängten. Dafür würde sprechen, daß bei manchen Hymenopteren Putzhandlungen vorkommen, die nur ganz selten ausgeführt werden und nahezu funktionslos geworden sind (z. B. das Putzen des Abdomens durch die Hinterbeine bei den Arbeiterinnen von *Formica*). Solche fast oder ganz funktionslosen Putzhandlungen, die sicher durch Rückbildung aus ehemals bedeutungsvollen Säuberungsvorgängen entstanden sind, könnte man in Parallele zu gewissen rückgebildeten Organen mancher rezenter Tierformen setzen.

V. Zusammenfassung.

1.) Die Putzhandlungen der Arbeiterinnen von *Formica rufa* wurden genau beschrieben und durch Skizzen erläutert. Das Putzen der Antennen besorgen die Vorderbeine, ebenso das des Kopfes und der Mundwerkzeuge. Letztere reinigen unter ventraler Krümmung des Körpers das Abdomen. Die Vorderbeine werden meist durch die Mundwerkzeuge gesäubert, nur selten putzen sie sich gegenseitig; beide Vorderbeine säubern ein Mittelbein; das Reinigen der Hinterbeine erfolgt zusammen mit dem der Mittelbeine.

2.) Beim Gesamtputzvorgang der *Formica*-Arbeiterinnen sind die einzelnen Putzhandlungen ohne bestimmte Regel aneinander gereiht. Ein Komplex von Putzbewegungen sticht besonders hervor: Das Putzen einer Antenne durch das Vorderbein der gleichen Körperseite und das gleichzeitige Säubern des anderen Vorderbeins durch die Mundwerkzeuge.

3.) Die *Formica*-Königinnen sind gegenüber den Arbeiterinnen putzträge, zeigen aber sonst keine Verschiedenheiten im Putzverhalten; die Flügel säubern sie in Ruhelage auf der Dorsalseite des Abdomens durch die Hinterbeine. Die Männchen putzen sich noch seltener und weisen eine Rückbildung der Säuberungsvorgänge auf.

4.) Als Putzhandlungen auslösende Faktoren waren wirksam Beschmutzen, vor allem mit Zuckerlösung, Talkum und Mehl, 10 % ige Essigsäure, Jod-jodkalium und Benetzen mit Wasser. Ferner haben auch Berührung, Erhöhen der Temperatur, Veränderung der Lichtintensität und Äthernarkose einen gewissen Einfluß auf das Putzverhalten.

5.) Die einzelnen Putzhandlungen sind Erbkoordinationen, die mit einer Thigmotaxis verschränkt sind.

6.) Vergleichende Beobachtungen an Vertretern verschiedener Hymenopterenfamilien zeigten, daß einige Putzhandlungen allen Hymen-

opteren gemeinsam sind. Tiere der gleichen systematischen Gruppe stimmen auch in ihrem Putzverhalten weitgehend überein.

7.) Die Putzmethoden der Symphyten sind am wenigsten spezialisiert. Von diesem Typus lassen sich die meisten Putzhandlungen der höher entwickelten Hymenopteren ableiten.

8.) Für die Terebrantes ist die große Beweglichkeit des Abdomens charakteristisch. Sie ermöglicht mannigfache Variationen des Flügelputzens und eine besondere Ausprägung des Säuberns der Legeröhre.

9.) Bei den Aculeata ist eine bestimmte Art des Putzens besonders ausgebildet: Die Weitergabe des Schmutzes von vorne nach hinten, aus der bei den Apiden schließlich ein mehr oder minder regelmäßig ausgeführter Gesamtputzvorgang entsteht.

10.) Das Pollensammeln der Apidenweibchen ist eine Spezialform des Gesamtputzvorgangs, der durch geringfügige Änderungen in den Dienst des Nahrungserwerbs für die Nachkommenschaft gestellt wurde.

11.) Die Putzfreudigkeit schwankt sehr; am putzfreudigsten sind die Ichneumoniden, am putzträgsten die Tenthrediniden.

12.) Zwischen Körpergestalt und Putzverhalten besteht ein enger Zusammenhang; eine Veränderung körperlicher Merkmale kann erhebliche Abwandlungen der Putzbewegungen bedingen.

VI. Literatur.

- | | | |
|----------|-------|---|
| AUTRUM | H. | (1936): Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmungen bei Arthropoden I.
Zeitschrift für vergleichende Physiologie 23, S. 332. |
| BAERENDS | G. P. | (1939): Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe <i>Ammophila campestris</i> Jur.
Tijdschr. Entomol. 84, S. 68. |
| BEEKEN | W. | (1934): Über die Putz- und Säuberungshandlungen der Honigbiene (<i>Apis mellifica</i>).
Archiv für Bienenkunde 15, S. 213. |
| BEEKEN | W. | (1935): Ein Beitrag zur Frage des Pollensammelns.
Deutscher Imkerführer 9, S. 400. |
| EHRlich | H. | (1943): Verhaltensstudien an der Schabe <i>Periplaneta americana</i> L.
Zeitschrift für Tierpsychologie 5, S. 497. |
| GOETSCH | W. | (1953): Die Staaten der Ameisen.
Berlin, Göttingen, Heidelberg. |
| HASE | A. | (1927): Beobachtungen über Verhalten, den Herzschlag, sowie den Stech- und Saugakt der Pferde-
lausfliege <i>Hippobosca equina</i> L. (Dipt. Papipara).
Zeitschrift für Morphologie und Ökologie 8, S. 187. |
| HEINZ | H. J. | (1949): Vergleichende Betrachtungen über die Putzhandlungen bei Dipteren im allgemeinen und <i>Sarcophaga carnaria</i> im besonderen.
Zeitschrift für Tierpsychologie 6, S. 330. |
| HOFFMANN | R. W. | (1933): Zur Analyse des Reflexgeschehens bei <i>Blatta orientalis</i> .
Zeitschrift für vergleichende Physiologie 18, S. 740. |
| HUBER | F. | (1955): Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von <i>Gryllus campestris</i> L.
Zeitschrift für Tierpsychologie 12, S. 12. |
| JACOBS | W. | (1953): Verhaltensbiologische Untersuchungen an Feldheuschrecken.
Zeitschrift für Tierpsychologie, Beiheft 1. |
| LORENZ | K. | (1943): Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung.
Zeitschrift für Tierpsychologie 5, S. 235. |

- | | | |
|----------------------------|----------|---|
| LORENZ
und
TINBERGEN | K.
N. | (1939): Taxis und Instinkthandlung bei der Eiroll-
bewegung der Graugans.
Zeitschrift für Tierpsychologie 2, S. 1. |
| PÖSSINGER | H. | (1948): Putzmethoden der Rhynchoten.
Dissertation der Naturw. Fakultät der Universität
München. |
| SCHRÖDER | C. | (1914): Die Insekten Mitteleuropas, insbesondere
Deutschlands, Band II: Hymenopteren 2. Teil.
Stuttgart. |
| SZYMANSKI | J. S. | (1918): Abhandlungen zum Aufbau der Lehre von
den Handlungen der Tiere.
Pflügers Archiv 170, S. 1. |
| TINBERGEN | N. | (1956): Instinktlehre.
Berlin und Hamburg. |
| WEYRAUCH | W. K. | (1929): Sinnesphysiologische Studie an der Imago
von <i>Forficula auricularia</i> L. auf ökologischer
Grundlage.
Zeitschrift für vergleichende Physiologie 10, S. 665. |
| WEYRAUCH | W. K. | (1930): Putzreflexe, eine nervenphysiologische
Studie.
Zool. Jahrbücher, allgemeine Zoologie und Physio-
logie 47, S. 1. |

Lebenslauf.

Ich wurde geboren am 4. Juli 1933 zu Weiden/Opf. als Sohn des Werkzeugschlossers Johann Wagner und seiner Ehefrau Anna geb. Them. Nach vierjährigem Besuch der Volksschule trat ich an das Humanistische Gymnasium Weiden/Opf. über und erhielt dort im Juli 1952 das Reifezeugnis. Drei Semester meines Naturwissenschaftlichen Studiums verbrachte ich an der Albertus-Magnus-Hochschule Regensburg, die damals im Auftrag des Bayerischen Staatsministeriums für Unterricht und Kultus Studierende aller Fachrichtungen zu unterrichten hatte; fünf Semester studierte ich an der Ludwig-Maximilians-Universität München. An der vorliegenden Dissertation arbeite ich seit Juni 1955.

Während der ersten Studienjahre war ich in den Ferien als Werkstudent tätig und zwar als Lagerhilfsarbeiter bei der Lebensmittelgroßhandlung Röger, Weiden/Opf. und als Bürohilfskraft in verschiedenen Abteilungen der Stadtverwaltung Weiden/Opf. (Ausgleichsamt, Personalabteilung, Statistisches Amt, Stadtbauamt, Städtisches Krankenhaus, Röntgen-Reihen-Untersuchungsstelle).

München, Januar 1959.

Manfred Wagner.

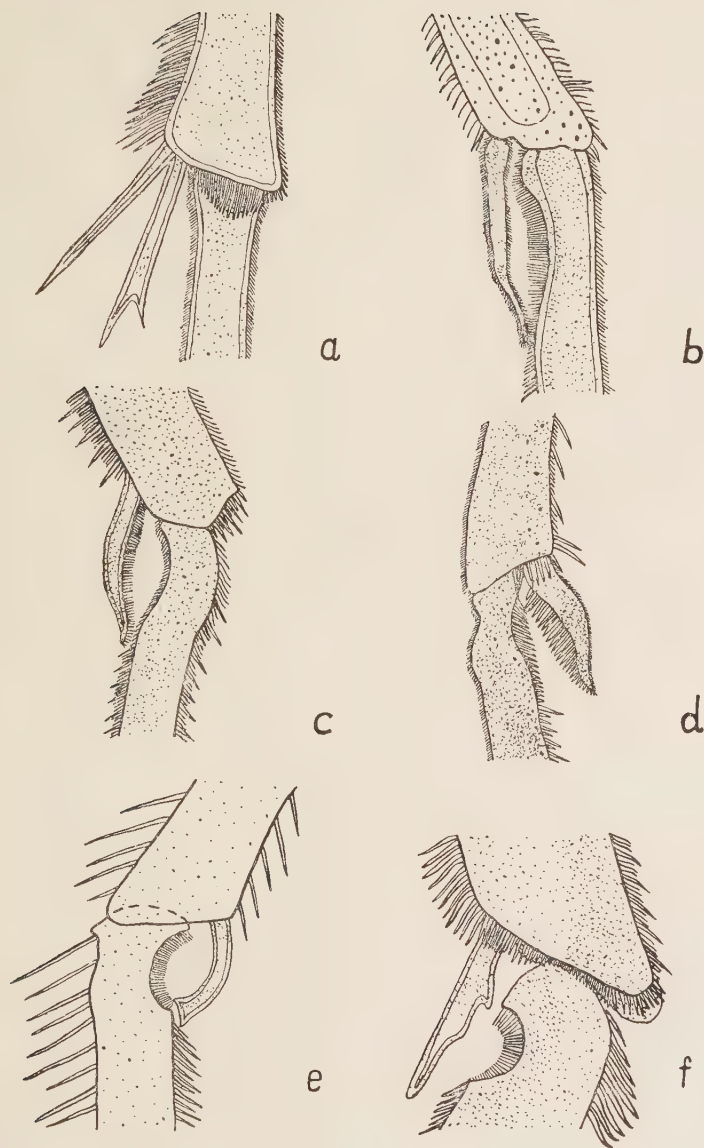


Abb. 1 — Die Putzapparate verschiedener Hymenopterenarten:

- a) *Allantus arcuatus*;
- b) *Ichneumon confusorius*;
- c) *Dolichovespula vulgaris*;
- d) *Formica rufa*;
- e) *Colletes daviesamus*;
- f) *Bombus lapidarius*.

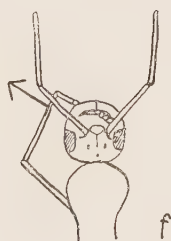
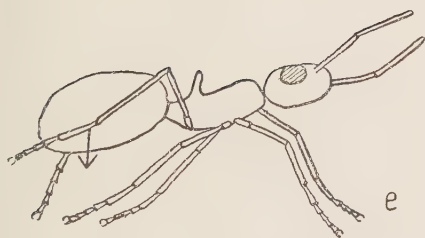
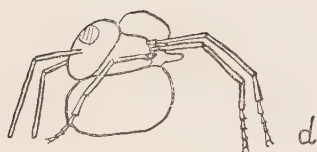
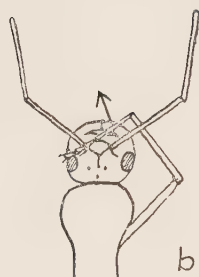
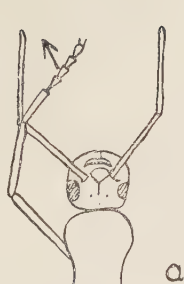


Abb. 2 — Die Putzbewegungen von *Formica rufa* (schematisch):

- a) Putzen einer Antenne;
- b) Putzen der Mundwerkzeuge;
- c) Putzen des Kopfes;
- d) Putzen des Abdomens durch die Mundwerkzeuge;
- e) Putzen des Abdomens durch ein Hinterbein;
- f) Putzen eines Vorderbeins durch die Mundwerkzeuge.

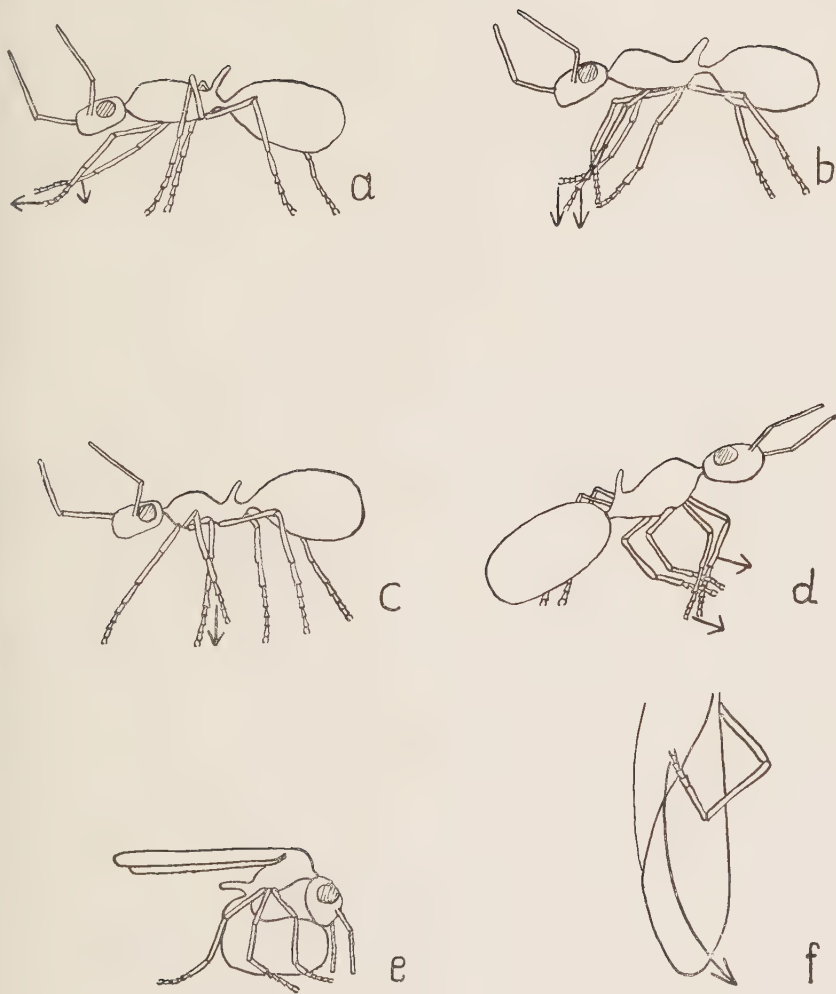


Abb. 3 — Die Putzbewegungen von *Formica rufa* (schematisch):

- a) Gegenseitiges Putzen der Vorderbeine;
- b) Putzen eines Mittelbeins durch beide Vorderbeine;
- c) Putzen eines Mittelbeins durch ein Vorderbein;
- d) Putzen des Mittel- und Hinterbeins einer Körperseite durch beide Vorderbeine;
- e) Putzen des Abdomens durch die Mundwerkzeuge bei einer *Formica*-Königin;
- f) Putzen der Flügel bei einer *Formica*-Königin.

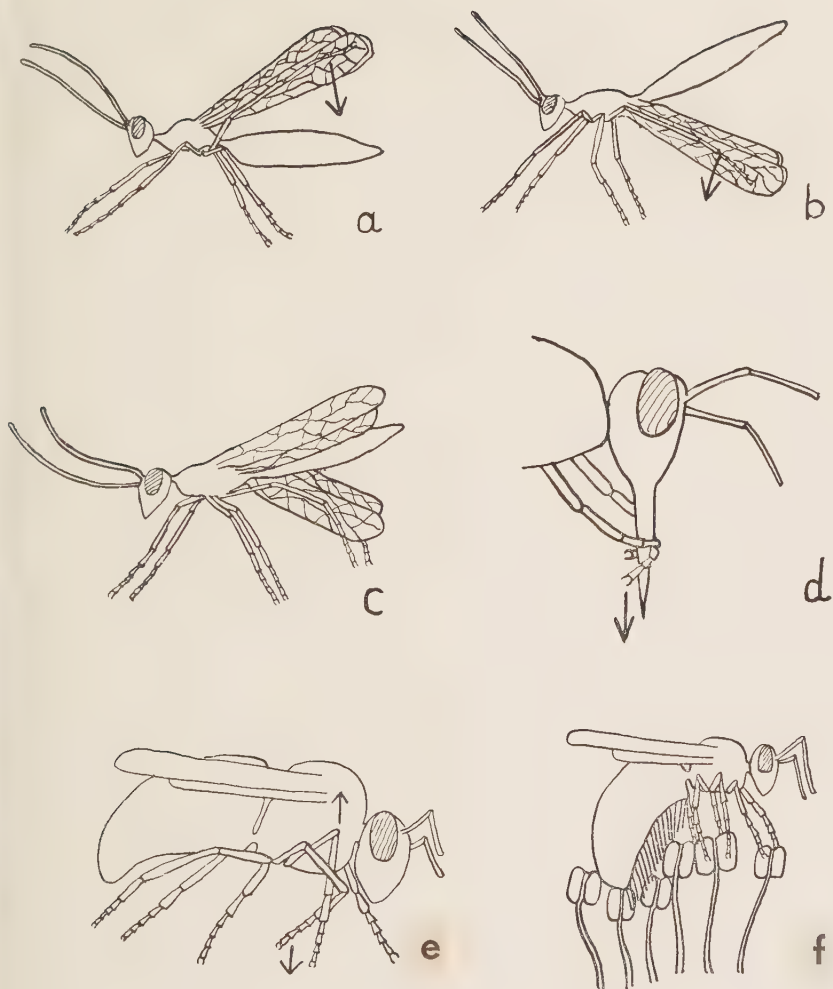


Abb. 4 — a) Ichneumoniden: Putzen der Flügel oberhalb des Abdomens;
 b) Ichneumoniden: Putzen der Flügel unterhalb des Abdomens;
 c) Ichneumoniden: Putzen der Ober- und Unterseiten der Flügel einer Körperseite unterhalb des Abdomens;
 d) *Bombus*: Putzen des Saugrüssels;
 e) *Bombus*: Putzen eines Vorderbeins durch ein Mittelbein;
 f) *Osmia*: Pollenaufnahme durch die Bauchbürste.

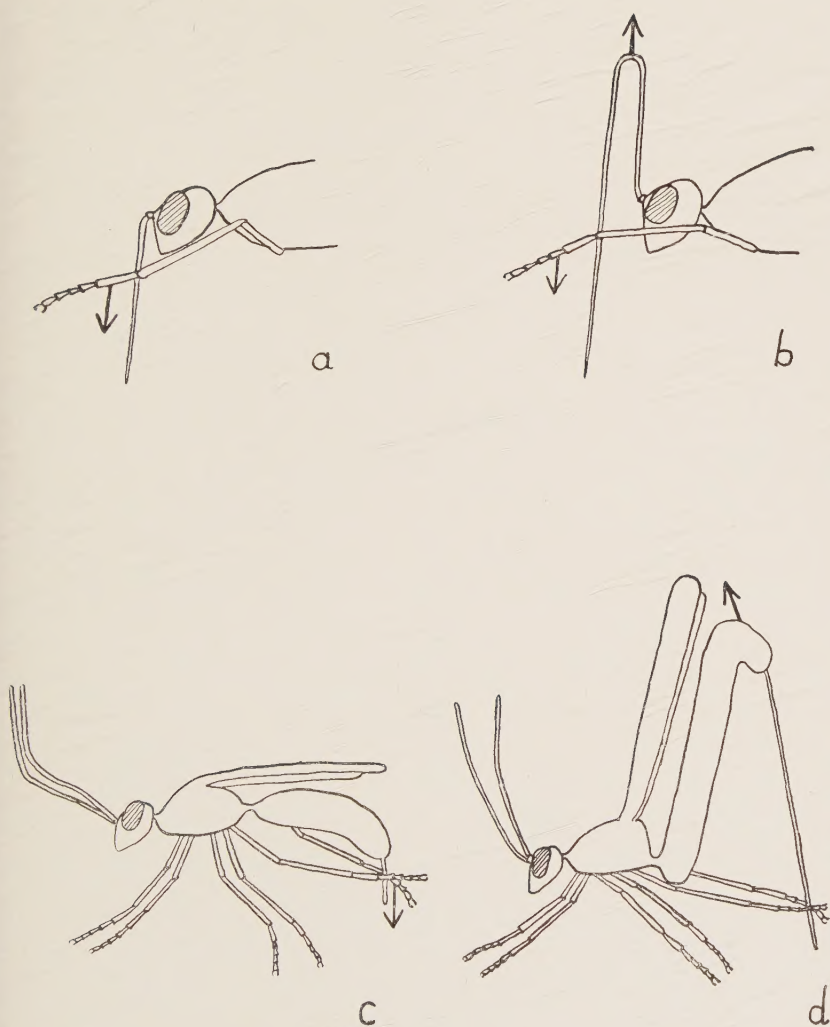


Abb. 5 — Putzen der Fühler und der Legeröhre bei den Ichneumoniden:

- a) Putzen eines kurzen Fühlers;
- b) Putzen eines langen Fühlers;
- c) Putzen einer kurzen Legeröhre;
- d) Putzen einer langen Legeröhre.

